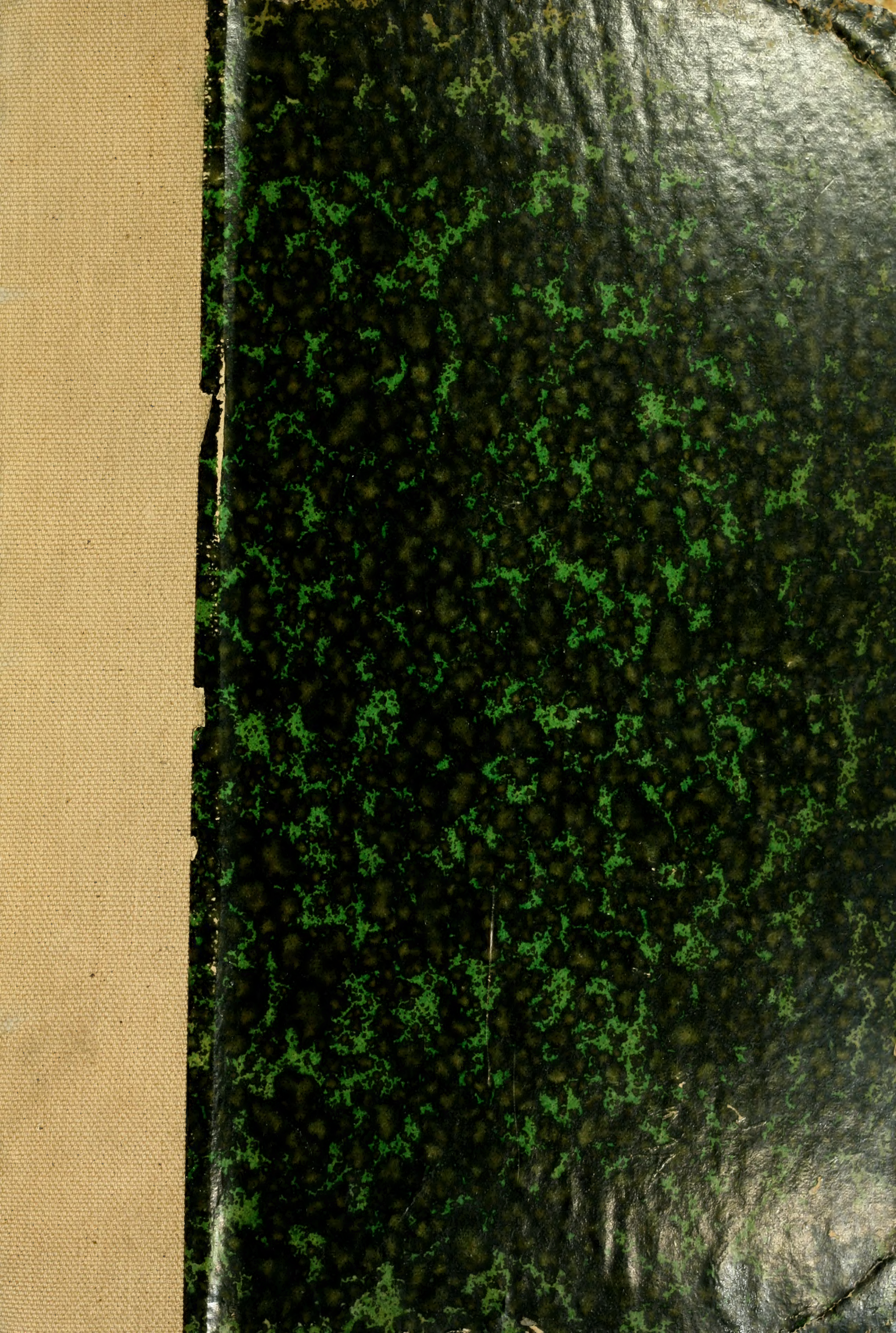
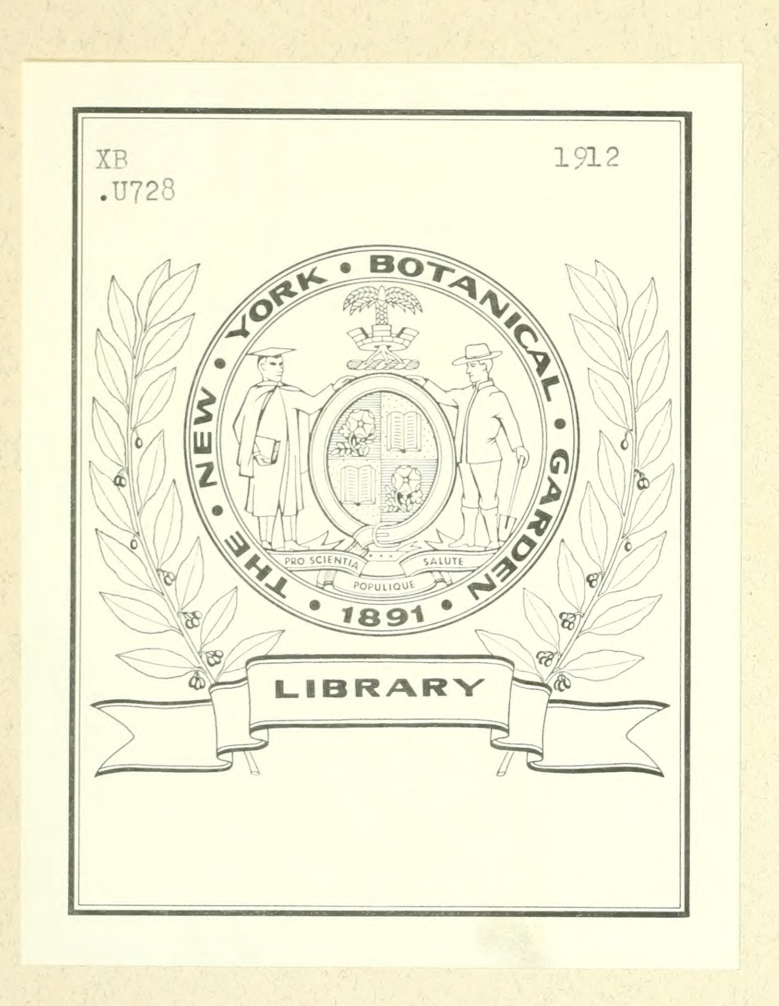



THE NEW YORK • BOTANICAL GARDEN
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
• 1891 •
LIBRARY

BULLETIN INTERNATIONAL

DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES

DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR

S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR: *Vacat.*

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,

b) Classe d'Histoire et de Philosophie,

c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Academie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński**,
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1913. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

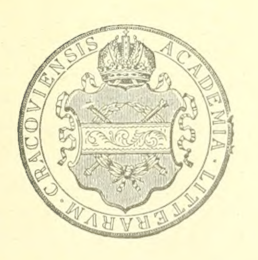
BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER
DER
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE
REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN

ANNÉE 1912



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1913

Table des matières.

Errata.

Page 483 ligne 6 (d'en bas) *lire* 1 cm *au lieu de* 1 cm^2
Page 493 ligne 9 *lire* 225.10^{-10} *au lieu de* 225.10^{-9}
Page 493 ligne 1 (d'en bas) *lire* 281 = 0·0281 V. *au lieu de* 281 = 0·281 m. V.
Page 494 ligne 20 *lire* bei ihm noch größer war (also die Empfindlichkeit kleiner) als bei mir. *au lieu de* und die Empfindlichkeit bei ihm noch größer waren als bei mir.
Page 507 ligne 16 *lire* 0·00435″ *au lieu de* 0·0435″
Page 507 ligne 17 *lire* 0·00174″ *au lieu de* 0·0174″
Page 507 ligne 4 (d'en bas) *lire* 0·002″ *au lieu de* 0·0002″
Page 519 ligne 1 (d'en bas) *lire* Seite 260 *au lieu de* Seite 2
Planche XIX. Remplacer les numéros des figures 24 et 25 l'un par l'autre.

N° 1 *B*. JANVIER 1912.

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER
DER
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE
REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1912

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR

S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR: *Vacat.*

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,
b) Classe d'Histoire et de Philosophie,
c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Académie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński**,
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

26 lutego 1912.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1912. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

Badania stosunków osmotycznych w rozwoju żaby i kury. Wiadomość tymczasowa. — *Untersuchungen über die osmotischen Verhältnisse bei der Entwicklung der Frosch- und Hühnerembryonen.* Vorläufige Mitteilung.

Mémoire

de M. ***K. BIAŁASZEWICZ,***

présenté par M. K. Kostanecki m. t. dans la séance du 8 Janvier 1912.

In meiner letzten Arbeit[1]) über die Bedeutung des Wassers für das embryonale Wachstum habe ich auf die Lücken hingewiesen, die zur Zeit in unseren Kenntnissen über den osmotischen Druck in dem in der Entwicklung begriffenen Organismus der Wirbeltiere bestehen. Die bisherigen, allerdings sehr zahlreichen Forschungen auf diesem Gebiete beziehen sich fast ausschließlich auf Säugetiere, wobei die Bestimmungen des osmotischen Druckes im Blute von Embryonen vorgenommen wurden, welche sich in verhältnismäßig späten Entwicklungsstadien befanden. Eine Ausnahme hiervon bilden die neueren Untersuchungen von Backmann und Runnström[2]) über die Entwicklung des Frosches, worin diese Autoren dargetan haben, daß der osmotische Druck der inneren Flüssigkeiten ausgesprochene Änderungen erfährt, indem er in den Anfangsstadien der Entwicklung im Vergleich mit dem osmotischen Druck des Blutes der ausgewachsenen Tiere eine Abnahme aufweist.

Meine Untersuchungen wurden an Embryonen des Frosches und des Huhns ausgeführt; das Material zu diesen Versuchen wurde

[1]) Bullet. Internat. de l'Acad. des Sciences de Cracovie, 1908.

[2]) Biochemische Zeitschrift. Bd. 22, 1909.

von der Universitätsversuchsstation des Krakauer landwirtschaftlichen Studiums (Mydlniki) geliefert. Ich beabsichtigte in erster Linie die Änderungen des osmotischen Druckes nach Maßgabe der fortschreitenden Entwicklung in den genannten Embryonen festzustellen und weiterhin — im Hinblick auf die Aufklärung des Mechanismus der Wasseraufnahme seitens des embryonalen Organismus — das osmotische Verhältnis zwischen dem Embryo als einem in sich abgeschlossenen osmotischen System einerseits und der Flüssigkeit, in welcher er lebt und die für ihn das äußere Medium darstellt, andererseits zu ergründen.

Zur Messung des osmotischen Druckes bediente ich mich ausschließlich der Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung mit Hilfe des Beckmannschen Apparates. — Derartige, im Brei aus Embryonen ausgeführte Bestimmungen geben ein Maß ab für das mittlere Niveau des im Organismus bestehenden osmotischen Druckes und gestatten darum auch Vergleiche mit ebensolchen Bestimmungen in den äußeren Flüssigkeiten des Embryos.

Die Resultate, die ich auf diese Weise erhalten habe, sind folgende:

1. Ausgewachsene, unmittelbar vor ihrer Lostrennung vom Eierstock befindliche Froscheier besitzen einen etwas kleineren osmotischen Druck ($\Delta = 0{\cdot}444^{0}$), als er für den mütterlichen Organismus charakteristisch ist ($\Delta = 0{\cdot}479^{0}$). Nach ihrer Loslösung vom Ovarium gelangen die Eier in die Eileiter, wo sie ihre Gallerthüllen erhalten, und werden schließlich, nachdem sie die Reduktionsteilungen durchgemacht hatten, als reife, befruchtungsfähige Eier von dem Weibchen nach außen befördert. Diese ganze Periode ist ebenso wie die ganze Periode der embryonalen Entwicklung bis zum Ausschlüpfen unerforscht geblieben, und zwar wegen der sich hier darbietenden technischen Schwierigkeiten. Die erste Bestimmung, welche an den Embryonen am Tage ihrer Ausschlüpfung vorgenommen wurde, hat gezeigt (Tab. I), daß die Gefrierpunktserniedrigung der inneren Flüssigkeiten ($0{\cdot}294^{0}$) bedeutend geringer ist als in den Ovarialeiern ($0{\cdot}444^{0}$): während der ganzen Periode also, von der Loslösung des Eis vom Ovarium angefangen bis zu dem Stadium, wo die Embryonen im Ausschlüpfen begriffen sind, findet eine ausgesprochene Konzentrationsabnahme der osmotisch aktiven Substanzen statt.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung (vergl. Tab. I), in wel-

TABELLE I.

Laufende Nr.	Tag nach der Befruchtung	Gewicht einer lebenden Kaulquappe in mg	Wassergehalt in Prozenten	Δ im Brei aus Kaulquappen
1	3 (Ausschlüpf.)	4·3	70·4	0·294°
2	6	5·8	77·4	0·295
3	8	15·1	91·8	0·354
4	12	70·6	94·0	0·399
5	15	80·3	94·7	0·382

chem, wie aus Davenport's[1]), Schaper's[2]) und meinen früheren[3]) Versuchen hervorgeht, das Wachstum der Embryonen vorwiegend auf Kosten des resorbierten Wassers stattfindet, erleidet der osmotische Druck keine weitere Abnahme, sondern nimmt im Gegenteil beständig zu. Dieses Ansteigen der osmotischen Konzentration geht am intensivsten vor sich während der ersten Stadien der postembryonalen Entwicklung; später nimmt der osmotische Druck bedeutend langsamer zu, wie aus Tab. II erhellt, in welcher die Bestimmungen an Kaulquappen verzeichnet sind, die sich in den der Metamorphose unmittelbar vorangehenden Entwicklungsstadien befanden; die letzte, im Brei aus jungen Fröschen ausgeführte Messung beweist, daß nach der Metamorphose der osmotische Druck dasjenige Niveau erreicht, welches den den Ausgangspunkt der Entwicklung darstellenden Ovarialeiern eigentümlich ist.

Die angeführten Tatsachen stimmen mit den allgemeinen Ergebnissen der Untersuchungen von Backmann und Runnström über die Entwicklung des Frosches völlig überein.

2. Ähnliche Änderungen erfährt auch der osmotische Druck während der Entwicklung des Huhns. Bei den Vögeln wird die

1) Proc. Boston Soc. Nat. Hist., T. 28, 1897.

2) Arch. für Entw.-Mech., Bd. 14, 1902.

3) A. a. O.

und demjenigen Stadium, in welchem sich der Embryo nach Verlauf von sechs Bruttagen befindet, vollzieht sich also in den Hühnerembryonen eine ausgesprochene Verringerung der Konzentration der osmotisch aktiven Stoffe. Das weitere Verhalten des osmotischen Druckes zeigt eine völlige Gesetzmäßigkeit (Tab. III): die vom sechsten Bruttage an jeden zweiten Tag vorgenommenen Messungen der Gefrierpunktserniedrigung im Brei aus Embryonen beweisen, daß mit fortschreitender Entwicklung der osmotische Druck kontinuierlich zunimmt, so daß er am achtzehnten Bruttage einen Wert erreicht (0·600°), welcher gegen den osmotischen Druck im Dotter der ausgewachsenen Eizelle nur noch unerheblich differiert (0·613°). Es ist sehr wahrscheinlich, daß der osmotische Druck im Verlaufe der drei letzten, dem Ausschlüpfen vorangehenden Bruttage, noch weiterhin wächst und einen Wert erreicht, welcher dem osmotischen Druck des Blutes des erwachsenen Tieres gleichkommt.

3. Wenn wir nun die Ergebnisse vergleichen, die wir aus unseren Bestimmungen des Gefrierpunktes in den Eiern und Embryonen des Frosches und des Huhns erhalten haben, so können wir feststellen, daß der osmotische Druck der inneren Flüssigkeiten mit fortschreitender Entwicklung Änderungen erfährt. In dem Verlauf dieser Änderungen, die sich innerhalb der Grenzen von mehr als einem Fünftel des osmotischen Druckes des Blutes der ausgewachsenen Tiere bewegen, beobachten wir eine völlige Kongruenz und eine sich darin kundgebende Gesetzmäßigkeit, daß in den Anfangsstadien der Entwicklung eine starke Abnahme des osmotischen Druckes der inneren Flüssigkeiten der Embryonen stattfindet; während der weiteren Entwicklungsstadien nimmt der Druck beständig zu, indem er allmählich die den inneren Flüßigkeiten der erwachsenen Tiere eigentümliche Höhe erreicht.

Der Mechanismus dieser in einer solch typischen Weise bei den Repräsentanten zweier verschiedener Wirbeltiergruppen auftretenden Änderungen wird weiter unten erörtert werden, und zwar nach der Besprechung derjenigen Tatsachen, welche das Verhältnis zwischen dem Embryokörper und dem ihn umgebenden flüssigen Medium näher beleuchten.

4. Bekanntlich sind die Eizellen der Amphibien und Vögel von einer Dottermembran umgeben, welche sich noch innerhalb des Eierstocks bildet; nach ihrer Lostrennung vom letzteren gelangen die Eier in die bezw. in den Eileiter, wo sie von anderen Eihüllen

umgeben werden, und zwar bei den Amphibien von Gallerthüllen, bei den Vögeln dagegen von Eiweiß, Eiweißmembranen und Schale.

Infolge der Anwesenheit der das Ei von seiner Umgebung abgrenzenden Dottermembran wird zum eigentlichen Außenmedium des Keimes eine Flüssigkeit, welche sich in dem Zwischenraum zwischen der Eioberfläche und der Dottermembran befindet. Diese Flüssigkeit heißt bei den Amphibien „Perivitellin"; wir finden sie auch bei den Vögeln, jedoch in einer verhältnismäßig viel geringeren Menge vor, und zwar ist sie vorwiegend an dem oberen animalen Pol der Dotterkugel angesammelt. Während jedoch bei den Amphibien das Perivitellin bis zum Ausschlüpfen den Embryonen gegenüber die Rolle des Außenmediums spielt, besitzt es bei den Vögeln diesen Charakter nur in den ersten Entwicklungsstadien und wird später durch die Amnionflüssigkeit ersetzt, deren Entstehung und Abtrennung von dem primären Medium — dem Perivitellin — mit der Bildung und dem Zusammenwachsen der Amnionfalten im Zusammenhang steht.

Es liegt auf der Hand, daß eine strikte, auf die osmotischen Verhältnisse gerichtete Untersuchung des Mediums, in welchem sich die embryonale Entwicklung der Wirbeltiere abspielt, eigentlich auf direkten Messungen des osmotischen Druckes sowohl der Amnionflüssigkeit als auch des Perivitellins basieren müßte. Was die letztere Flüssigkeit anbelangt, so besitzen wir keine positiven Daten über die Höhe ihres osmotischen Druckes, und zwar weil es recht schwer ist, sie in einer hinreichenden Menge beim Frosch anzusammeln, um ihre Gefrierpunktserniedrigung mittels des Beckmann'schen Apparates bestimmen zu können. Indessen kennen wir eine Reihe von Tatsachen, welche indirekt auf die osmotischen Eigenschaften der Perivitellin-Flüssigkeit hindeuten.

So habe ich in meinen früheren Untersuchungen über das Wachstum der Amphibien [1]) festgestellt, daß die Menge der perivitellinen Flüssigkeit mit fortschreitender Entwicklung zunimmt. Weiter habe ich im Hinblick auf die Tatsache, daß sich die Dottermembran konstant in einem Zustande einer starken elastischen Spannung befindet, die Vermutung ausgesprochen, daß die perivitelline Flüssigkeit bei den Amphibien nicht reines, von außenher aufgenommenes Wasser sei, sondern durch die Dottermembran nicht diffundierende.

[1]) A. a. O.

osmotische Substanzen in Lösung enthalten dürfte; die Folge davon sei die zwischen der perivitellinen Flüssigkeit und dem umgebenden Wasser auftretende Druckdifferenz, welche in der starken elastischen Spannung der Dottermembran zum Ausdruck komme. Für die Richtigkeit meiner Vermutung bezüglich der osmotischen Eigenschaften des Perivitellins sprechen weiter die Versuche und Beobachtungen Siedlecki's[1]) über die Entwicklung des javanischen Flugfrosches (*Polypedatus reinwardtii*) und Loeb's[2]) über die Entwicklung des Fisches *Fundulus heteroclitus*.

Was die Entstehung des Perivitellins betrifft, so habe ich in ebendieser Arbeit gezeigt, daß es ausschließlich nur in befruchteten Eiern auftritt, wobei das erste Moment seines Erscheinens im Zusammenhang steht mit der im Verlauf der zweiten Stunde nach dem Eindringen des Spermatozoons auftretenden Abnahme des Eivolumens.

Die Bedeutung dieses Prozesses, welcher die Entstehung eines Mediums von erhöhtem osmotischem Druck innerhalb der Dottermembran zur Folge hat, ist klar ersichtlich, zumal wenn man die oben angeführten Tatsachen mit in Betracht zieht. Wie wir nämlich festgestellt haben, differiert der osmotische Druck der ausgewachsenen Eizellen sowohl der Vögel als auch der Amphibien nur äußerst wenig von demjenigen des Blutes des mütterlichen Organismus, welches den wachsenden Eiern gegenüber das Außenmedium darstellt. Nach der Befruchtung gelangen die Eier aus ihrem ursprünglichen Medium — dem das Ovarium ernährenden Blutplasma — in ein neues von bedeutend geringerem osmotischem Druck, und zwar beim Frosch in das Süßwasser, dessen osmotischer Druck, praktisch genommen, gleich Null ist ($\Delta = 0{\cdot}01 - 0{\cdot}02^0$), beim Huhn dagegen in das Eiweiß, also in eine gleichfalls hypotonische Flüssigkeit (vgl. Tab. III). Als eine Folgeerscheinung derartiger Druckdifferenzen müßte man eigentlich eine starke Quellung der Eier erwarten, verursacht durch die Wasseraufnahme von außen. Indessen tritt dieser Erscheinung, die gewöhnlich an unbefruchteten Eiern beobachtet werden kann, die Entstehung des Perivitellins entgegen; dieses bewirkt, daß das befruchtete Ei nach seinem Übergang in das

[1]) Biol. Zentralblatt, Bd. 29, 1909.

[2]) Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 55, 1893; Bd. 92, 1903; Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 31, 1911.

hypotonische Medium nicht in unmittelbare Berührung mit demselben kommt, sondern von ihm durch eine Flüssigkeitsschicht isoliert wird, welche einen höheren osmotischen Druck besitzt als das Medium, in welchem die Entwicklung verläuft.

5. Beim Huhn habe ich ebenfalls Bestimmungen der Gefrierpunktserniedrigung in der dem Perivitellin der Amphibien entsprechenden Flüssigkeit nicht gemacht. Die Messungen begannen erst vom sechsten Bruttage. d. h. von demjenigen Stadium an, in welchem bereits die vollständige Zusammenwachsung der Amnionfalten und eine gänzliche Abtrennung der Amnionflüssigkeit von dem „Perivitellin" stattgefunden hatte. Von diesem Stadium an wurden auch die bereits oben besprochenen Messungen im Brei aus Embryonen vorgenommen.

Wie aus Tab. III hervorgeht, zeigt die Amnionflüssigkeit in den früheren Stadien der Entwicklung einen etwas kleineren osmotischen Druck als in den Endstadien, und zwar läßt sich diese Verringerung des osmotischen Druckes hauptsächlich zwischen dem sechsten und dem zehnten Bruttage feststellen. — Zu wichtigeren Ergebnissen gelangen wir jedoch, wenn wir den osmotischen Druck der Amnionflüssigkeit mit demjenigen der inneren Flüssigkeiten des Embryos vergleichen.

Aus Tab. III ersehen wir, daß die Druckdifferenz Änderungen erfährt, die von der fortschreitenden Entwicklung abhängig sind. In den Anfangsstadien ist der osmotische Druck in dem Embryo bedeutend geringer als in der Amnionflüssigkeit, wobei der Überdruck in der letzteren sehr beträchtlich ist, später jedoch allmählich geringer wird. Der Grund dieser Erscheinung liegt einerseits in dem oben festgestellten Druckabfall in der Amnionflüssigkeit, andererseits in der von der fortschreitenen Entwicklung bedingten Druckzunahme im Embryo selbst.

Zu der nächstfolgenden Zeit, d. h. zwischen dem 6. und dem 14. Bruttage gleichen sich die osmotischen Drucke aus, oder mit anderen Worten: die Amnionflüssigkeit und die inneren Flüssigkeiten des Embryos verhalten sich zueinander fast isotonisch. Und während schließlich im Verlauf der weiteren Entwicklung der osmotische Druck der Amnionflüssigkeit ungefähr auf dem gleichen Niveau verharrt, wird der im Embryo stetig wachsende osmotische Druck zuletzt größer als derjenige der Amnionflüssigkeit.

Das Obige zusammenfassend, kann man sagen, daß die Diffi

Krytyczny przegląd roślinności Galicyi. Część XXIII. — Revue critique de la flore de Galicie. XXIII partie.

Note

de M. *HUGO ZAPAŁOWICZ* m. c.,

présentée dans la séance du 5 Février 1912.

L'auteur décrit ici les espèces du genre *Cardamine*, *Dentaria* et *Arabis*. Nous signalons les nouveautés suivantes:

Cardamine silvatica × pratensis. C. tatrensis m. Exempla herbarii tria, 21—31 cm alta, duo unicaulia tertium pluricaule; caulis erectus multifolius inferne teres glaucescens sparse hirsutus, superne angulatus sulcatus glaber. superne vel iam infra medium breviter ramosus; folia viridia pinnata 3—6 iuga exauriculata brevia: basalia, in exemplis unicaulibus rosulata, et proxima caulina ad 4 cm summum 6 cm longa, reliqua caulina 2—2·5 cm longa subdense approximata; foliola parva, foliorum basalium et proximorum caulinorum oblique ovata vel subrotunda sinuato paucicrenata crenis apiculatis vel repando apiculato paucidenticulata partim sparse hispidula: terminale maius 5—9 mm longum, reliquorum foliorum caulinorum 4—8 mm longa oblonga supremorum linearia integra rarius inferiorum paucidenticulata: terminale maius 7—9 mm longum cuneatum superne paucidentatum supremorum lineari lanceolatum ad 13 mm longum integrum rarius paucidentatum aut subincisum; flores parvi in racemo longiusculo supremi a siliquis proximis manifeste superati, sepala 1·5 mm longa, petala oblanceolata alba 3 mm longa 1 mm lata. stamina 6; siliquae 19—24 mm longae 1 mm latae cum pedicellis 5—10 mm longis erecto patentes, stylus crassus brevissimus latitudine siliquarum brevior, semina ovalia 1·3 1·4 mm longa.

In valle Koprowa Tatrorum loco „Ciemne Smreczyny" dicto a Kotula lecta.

Planta distincte hybrida, caule multifolio inferne hirsuto su-

perne angulato et praecipue floribus ac siliquis C. silvaticae respondens, caule elatiore inferne tereti foliis praecipue caulinis brevibus foliolis parvis foliorum caulinorum maxima ex parte integris angustioribusque et habitu C. pratensi propior.

A C. hirsuta L. caule multo elatiore multifolio siliquis patentibus etc. a C. Hayneana Welw. (quae petalis 5 8 mm longis gaudet) floribus dimidio minoribus etc diversissima

Cardamine Opizii × *pratensis. C. dubia m.* Exemplum maturum. 24 cm altum, rhizoma repens, caulis crassiusculus erectus simplex inferne obsolete angulatus subteres superne angulatus sulcatus pilis rigidulis patentibus sparsissimis adspersus dense foliatus; folia (inferiora delapsa) laete viridia manifeste brevia media ad 3·5 cm superiora 2—1·1 cm tantum longa 5—6 iuga, foliola ciliolata mediorum ovata sinuato paucicrenata crenis apiculatis terminale manifeste maius 9—11 mm longum, superiorum oblonga; siliquae 18—22 mm longae 1—1·3 mm latae in stylum tenuem attenuatae cum pedicellis 9—15 mm longis glabris erecto patentes, semina ovalia 1·2—1·3 mm longa.

In valde Koprowa Tatrorum a prof. Kulczyński lecta.

Rhizomate repente, caule crassiusculo superne angulato dense foliato, foliolis latiusculis et praecipue siliquis in stylum tenuem attenuatis C. Opizii respondens; caule inferne subtereti, foliis laete viridibus manifeste brevibus, foliolis parvulis, terminali lateralibus manifeste maiore evidenter C. pratensi propior. Nihilominus planta hybrida adhuc dubia, ulterius diligenter quaerenda.

Arabis arenosa subsp. Borbasii m. Exempla herbarii valde numerosa. Planta polymorpha et variabilis, 10—28 cm alta rarius ultra [vide for. 5., 7. et var. b)], quandoque stolonifera [vide for. 3., 7. et var. b)]; radix perennis lignescens pluriceps rosulas foliorum basalium plures et caules plures vel numerosos agens, vel radix in exemplis iuvenilibus primo anno florentibus fructificantibusque monocephala tenuior rosulam solitariam edens; caulis erectus vel adscendens superne ramosus vel simplex rarius iam infra medium ramosus, sparse hirsutus vel plus minus glaber; folia obscure viridia in pagina et margine pilis stellatis furcatisve minus dense obtecta vel subglabra, basalia lyrata brevia vel mediocria 1—4·5 cm longa, caulina proxima plerumque conformia breviter petiolata; sepala glabra vel apice sparse hirsuta obtusa vel obtusiuscula 2·2—2·7 mm rarius 1·8 mm vel 3 mm longa inaequalia. anteriora

0·8—1·3 mm lata oblonga ovalia vel subspathulata non raro apice paulo cucullata, lateralia 1·3—1·5 mm lata ovata vel late ovata basi saccata; petala alba rarius partim lilacina vel dilute rosea 5—7 mm rarius (Corongisu) 7·5 mm longa 2—3·7 mm lata obovato vel late obovato cuneata non raro leviter emarginata, lamina in unguem subabrupte vel subsensim angustata in exemplis e Carpatis occidentalibus (raro orientalibus, vide for. 6. et 7.) quandoque basi utrinque vel uno latere subdentata vel dentata; antherae 0·7—1 mm longae; siliquae rectae vel leviter acinaciformes 15—32 mm rarius ad 39 mm longae 1—1·3 mm latae leviter torulosae longitudinaliter venosae vel obsolete venosae nervo medio nullo obsoleto vel inferne prominulo, maturae in pedicellis 4·5—7 mm ad 9 mm longis patentes vel horizontaliter patentes aut partim deflexae sed quandoque pro parte etiam erecto patentes, stylus brevis crassus 0·4—0·5 mm longus 0·3—0·4 latus vel paulo tenuior ad 0·7 mm longus, semina 1·3—1·6 mm partim 1 mm longa ovalia ad 0·7—1 mm lata in parte superiore anguste alata.

Cetera ut in A. arenosa (L.) Scop. typica, a qua statura ad summam humiliore, radice saepius pluricipiti lignescenti, hirsutie sparsiore, siliquis latioribus saepius enerviis venosis magis patentibus vel deflexis, seminibus maioribus alatis etc. et statione montana differt.

In Carpatis, omni solo praecipue tamen calcareo. In Babia Góra monte 1285—1725 m frequens (Zapałowicz). In Tatris iam in alt. circ. 850 m, in regionem alpinam adscendens, frequens; exempla e locis editioribus: Mała Łąka, Giewont (Kulczyński), sub Szerokie Upłazy (Kotula) etc. In Pieninis iam prope Czorsztyn 490 m (Janota, Gustawicz). In Carpatis orientalibus plerumque in for. 1. (2. et 3.).

A. hispida Besser (Prim. Fl. Galic. II p. 85—86) e Babia Góra huc pertinet.

1. *for. rodnensis*: petala lilacina vel dilute rosea minore ex parte alba. (An A. floribunda Schur? Enum. Plant. Transs. p. 44).

In Alpibus Rodnensibus, praecipue in rupibus calcareis: Pietrosu 1630—1860 m, Muntelu Kailor 1750—1800 m, Corongisu 1715—1900 m; in Montibus Polanensibus: Gropa Dżuli solo calcareo 1670—1695 m (Zapałowicz).

2. *for. ineuensis*: pluriceps, nana, 8 cm alta; flores lilacini.

Ineu in valle voraginosa versus septemtr. occidentem sub culmine montis sita 2200 m (Zapałowicz).

3. *for. innovans*: ex axillis foliorum basalium stolones foliatos agens; flores colorati minore ex parte albi.

Corongisu in latere austr. occidentali solo calcareo 1850 m; Gutin in regione subalpina partis occidentalis in fissuris humidis rupium andesiticarum 1420 m. Ambobus locis singulatim (Zapałowicz).

4. *for. sublongifolia*: folia basalia longiora 5—5·5 cm longa. pro parte glabra obscure viridia etc; folia basalia et caules partim numerosissimi densum caespitem formantes; in exemplo maturescenti e Raczkowa siliquae (partim deflexae) ad 42 mm, pedicelli ad 11 mm longi. Exempla 17—20 cm alta, flores plerumque albi.

Babia Góra, passim (Zapałowicz); in valle Raczkowa Tatrorum (Kotula).

5. *for. choczensis*: exemplum elatius 40 cm altum; sepala 3 mm. petala alba 6·5—7 mm longa, siliquae longissimae 35—55 mm longae ad 1·3 mm latae partim deflexae, semina 1·3—1·5 mm longa superne alata etc; folia sparsius pilosa viridia tenuiora paulo nitida basalia ad 5 cm longa.

Foliis viridibus tenuioribus et paulo nitidis ad var. a) tatrensem vergens.

Chocz in silva (Kotula).

6. *for. swidoviensis*: exemplum 17 cm altum, folia basalia numerosa runcinato lyrata elongata 8—10·5 cm longa 6—7 iuga ad summam sparse pilosa obscure viridia; sepala 3·5 mm longa, petala alba partim lilacina 7—8 mm longa 3·3 3·5 mm lata, lamina basi subdentata vel dentata; siliquae patentes ad 26 mm longae 1·3—1·6 mm latae nervo medio tenui usque ad apicem prominenti, semina 1—1·3 mm longa aptera.

Propter radicem validam pluricipitem, hirsutiem sparsiorem flores maiores ac siliquas latas huc pertinens et foliis elongatis subsequentem var. b) multiiugam in mentem revocans; nervo medio vero ad apicem prominenti seminibusque apteris ad A. arenosam typicam inclinans.

In valle Tibissi Nigri: ad ostia rivi Swidowiec in glareosis 635 m (Zapałowicz).

7. *for. suffruticosa*: elatior, ad 40 cm alta, radix valida multiceps lignescens; caules numerosi ramosi inferne lignescentes plerumque ut videtur ex axillis foliorum infimorum stolones foliatos breves emittentes; folia basalia brevia vel mediocria maxima ex parte deficientia evidenter itaque mox decidua; petala in eisdem

exemplis partim alba partim dilute rosea vel lilacina 5·5—6·5 mm longa, lamina basi partim subdentata vel dentata; siliquae 14—37 mm longae 1—1·2 mm latae patentes vel horizontaliter patentes, semina alata, in exemplis e Candreni tamen (1 mm longa) pro parte aptera.

In Bucovina: Kirlibaba in declivibus 930 m (Zapałowicz), Candreni circ. 835 m (Rehman).

Forma transitoria: humilior, 22 cm alta, multicaulis, sed caules quamquam firmi herbacei. Czarny Dił circ. 1480 m (Wołoszczak); in Pieninis sub Trzy Korony circ. 700 m, hic floribus omnibus albis vel nonnullis dilutissime coloratis (Zapałowicz). Ambobus locis in rupibus calcareis.

8. *for. babiogorensis*: folia glabra vel sparse pilosa, basalia partim indivisa ovata longe petiolata partim breviter lyrata, cum petiolis ad 3 cm longa. Siliquae ad 28 mm longae, semina superne anguste alata etc; exemplum 11 cm altum.

Babia Góra in rupibus arenaceis Kościółki circ. 1550 m (Zapałowicz). Exemplum marmarosiense e Gropa Dżuli solo calcareo circ. 1680 m lectum (Zapałowicz), siliquis brevioribus, sed foliis basalibus maiore ex parte indivisis, seminibus alatis etc huc adnumerandum.

a) tatrensis m. [A. multiiuga Freyn oest. bot. Zeitschr. 1889 p. 130 et 132, non Borbás]. Planta 8—20 cm rarius 25 cm alta, radix pluriceps lignescens vel in exemplis iuvenilibus tenuis monocephala; caulis simplex vel superne ramosus, glaber vel inferne sparse hirsutus; folia tenuia viridia plus vel minus nitida glabra vel pilis furcatis adspersa et in petiolis longiuscule ciliata, basalia longiuscula 4—8 cm in exemplis humilioribus tenuioribusve 2—3 cm longa lyrata vel runcinato lyrata 3—7 iuga non raro nonnulla indivisa integra vel subintegra longius petiolata intermixta; sepala 2·3—3 mm longa saepissime glabra partim tenuiora, petala saepius alba vel partim lilacina aut dilute rosea 5·5—7·5 mm raro 8 mm longa 2—3·5 mm lata lamina rarius basi dentata vel subdentata; siliquae 13—26 mm rarius 32 mm longae 1·2—1·3 mm latae, in pedicellis 3·5—8·5 mm longis patentes horizontaliter patentes vel partim deflexae, semina ad 1·5 mm longa 0·8 mm lata superne alata etc ut subsp. Borbasii typica, a qua glabritate, foliis tenuibus viridibus nitidis, floribus paulo maioribus et distributione in solis fere Tatris distinguitur.

BULLETIN INTERNATIONAL DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.

SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

TABLE DES MATIÈRES.

Janvier 1912.

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (*A*) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (*B*) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série *A* ... 8 K; Série *B* ... 10 K.

Les livraisons du «*Bulletin International*» se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie «Spółka Wydawnicza Polska» Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 40 h.

N° 2 *B*. FÉVRIER 1912.

BULLETIN INTERNATIONAL DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER DER AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE
REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1912

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR

S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,
b) Classe d'Histoire et de Philosophie,
c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Académie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. Ladislas Kulczyński,
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

20 marca 1912.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1912. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego

In Tatris, imprimis in calcareis, frequens; a valle Kościeliska Strążyska, Za Bramą (Kotula), usque ad regionem alpinam: Giewont (Rehman), Wielka Turnia, Liliowe, Koperszady Polskie (Kotula) etc. In Pieninis: sub Burzana in rupibus calcareis (Wołoszczak). In Babia Góra monte in forma transitoria, passim.

for. platyphylla: folia basalia ad 8 cm longa ad 2·1 cm lata runcinato lyrata.

Sub Szerokie Upłazy in Tatris (Kotula).

b) multiiuga Borbás pr. sp. (Adatok Marmarosmegye florájához 1878, cum icone). Sec. descriptionem planta plerumque elatior 35—40 cm alta, stolonifera, caulis longiramosus, folia basalia magna laxe rosulata runcinata ad 11 cm longa ad 10 iuga glabra viridia nitida, siliquae ad 42 cm longae deflexae etc.

Gutin, in regione montana.

Plantam hanc memoriae Dris Vincentii Borbás, celebris Hungariae botanici, dedicavi.

Arabis Besseri m. Exempla herbarii sat numerosa. Planta polymorpha; radix perennis lignescens pauci vel multiceps, sub rosulis foliorum non comosa; caulis inferne hirsutus erectus vel laterales arcuati superne vel infra medium ramosus plerumque cum pedicellis siliquisque rubicundus; folia crassiuscula basalia variabilia partim indivisa minore ex parte lyrata 1—5 iuga vel contra folia lyrata praeponderantia, cum petiolo 1·5—3 cm rarius (Zaleszczyki) ad 4 cm longa, caulina pauca remota inferiora petiolata oblonga paucidentata superiora angustiora; flores parvi, sepala tenuia flavescentia glabra vel apice sparse hirsuta obtusa inaequalia, anteriora oblonga ovalia vel subspathulata, lateralia ovata basi saccata; petala alba rarius nonnulla dilute rosea subovato vel ovato cuneata partim leviter emarginata in unguem subabrupte vel subsensim angustata; antherae 0·5—0·6 mm ad 0·8 mm longae; siliquae leviter torulosae basi nervo medio prominulo vel nullo ad summam subenerviae obsolete venosae vel non venosae in pedicellis patentibus patulae vel erectae, stylus brevis crassus 0·3—0·5 mm longus, semina ovalia aptera rarius quoddam apice rudimento aliformi instructum.

a) typica m. Exempla pauca, 21—28 cm alta; radix pauciceps, paucicaulis; folia basalia oblonga vel ovato oblonga in petiolum brevem angustata integra vel inciso dentata nonnulla lyr...

pilis longiusculis simplicibus furcatisque densissimis tomentosa incana; sepala 1·5—1·7 mm longa, anteriora 0·8 mm lateralia 0·9—1 mm lata; petala 3·6—4 mm longa 1·5—1·6 mm lata; siliquae 10—22 mm longae 0·5—0·6 mm latae, pedicelli 3—9 mm longi, semina 0·6—0·8 mm longa ad 0·4 mm lata.

Horodenka loco Hołowa dicto (Śleńdziński).

b) duriuscula m. Elatior, 25—32 cm alta; radix valida multiceps multicaulis, capitula cum rosulis foliorum caespitem densum compactum formantia; caules tenuiores duriusculi stricti; folia basalia in eisdem exemplis partim minora indivisa ovata vel subrotunda longius petiolata partim maiora lyrata, in exemplo e Zaleszczyki maxima ex parte lyrata ad 4 cm longa, folia pilis maiore ex parte furcatis dense hirta canescenti obscure viridia, petiolis hirsutis; sepala 1·8—2 mm longa, anteriora 0·8—1 mm lateralia 1·2—1·5 mm lata; petala 5 mm longa 1·8—2 mm lata; siliquae 20—32 mm in exemplo e Zaleszczyki ad 44—50 mm longae 0·6—0·7 mm latae, pedicelli 4—8 mm longi, semina 0·8—1 mm longa 0·5—0·6 mm lata.

Ab a) typica statura elatiore, radice multicipiti multicauli, caulibus duriusculis etc et imprimis siliquis longioribus pro longitudine angustis bene distincta.

Uście Biskupie in declivibus lapidosis (Lenz), Zaleszczyki in declivibus ad Tyram (Paczoski).

for. minor: humilior, 14—16 cm alta, pluriceps, folia basalia in nonnullis exemplis maxima ex parte lyrata ad 3·6 cm longa; siliquae 26—31·5 mm longae 0·6—0·8 mm latae, petala 5 mm longa etc ut in var. b).

Oleszowa prope Niżniów „in rupibus cretaceis“ (Turczyński).

c) miodoborensis m. Humilior partim valde humilis, 8—22 cm alta; radix pluriceps pluricaulis; folia basalia partim breviora indivisa integra vel subintegra longius petiolata ovata obovata subrotunda aut oblonga maiore ex parte lyrata: in exemplo e Kryszczatek ad 8 iuga, folia 1—2 cm nonnulla ad 3·5 cm longa, in exemplis e Miodobory fere tomentosa in ceteris dense partim subdense hirta obscure viridia; sepala 2—2·5 mm longa, anteriora 0·8 mm lateralia 1·3—1·5 mm lata; petala 4·5—5·5 mm longa 1·5—2·5 mm lata; siliquae breves latiusculae 6—17·5 mm longae 0·8—1 mm latae in pedicellis 3—6·5 mm longis patentibus erectae, stylus 0·2—0·4 mm longus, semina 0·6—0·8 mm longa.

Ab ambabus varietatibus praecedentibus statura humiliore et imprimis siliquis brevibus latioribus erectisque facile distinguenda. Miodobory, hic alterum exemplum capitulis longiusculis cum rosulis caespitem laxiusculum formantibus (Paczoski), Ostapie; Kryszczatek ad Tyram in latere bucovinensi (Rehman). Exemplum deformatum e Monaster in Stryjówka distr. Zbaraż (Śleńdziński), siliquis brevibus latiusculis sed patentibus, evidenter tamen huc pertinet.

Ab A. arenosa, cui speciei ab auctoribus Fl. Galic. adhuc adnumerabatur, radice semper perenni pluricipiti, foliis basalibus semper pro parte indivisis, floribus antherisque minoribus, siliquis ad summam brevioribus patulis vel erectis etc bene distinguitur.

A proxima A. hispida Mygind ap. L. radice sub rosulis foliorum non comosa, caule hirsuto magis ramoso plerumque rubicundo, foliis obscure viridibus basalibus tomentosis vel dense hirtis, caulinis inferioribus dentatis, floribus manifeste minoribus, siliquis ad summam brevioribus angustioribusque patulis vel erectis subenerviis, seminibus minoribus apteris et statione in planitie orientali (podolica), aeque ac a parviflora var. β. psammophila Beck hirsutie etc valde diversa.

A. petraea L., non Lam. (conf. A. Kerner Schedae II ex 1882 p. 102—104) foliis basalibus indivisis glabris, caulinis aeque ac caule prasinis, A. petraea Čelakovsky (non Lam.) pro var. (Prodr. Fl. Bohem. p. 455) caule tenui glabro, foliis caulinis integris plerumque glabris etc a planta nostra valde recedit.

Arabis Besseri subsp. proseocarpatica m. Exempla 12—16 cm alta gracilia vel (Petrile) ad 20 cm alta; radix perennis lignescens pluriceps pluri vel multicaulis, capitula cum rosulis foliorum compacta, radix sub rosulis partim saltem paulo comosa; caules simplices saepius infra medium ramosi duriusculi firmi subflexuosi erecti inferne hirsuti cum siliquis rubicundi; folia crassiuscula saturate viridia pilis maxima ex parte furcatis stellatisque dense vel subdense hirta, basalia in eisdem exemplis partim parva ovata vel subrotunda integra cum petiolo plus minus aeque longo, maiore ex parte lyrata 3—5 iuga ad 3·5 cm longa, caulina inferiora breviter petiolata oblongo cuneata sinuato dentata vel sublyrata superiora angustiora remote denticulata vel integra; sepala flavescentia 1·5 1·8 mm longa dorso pilis sparsis praedita plerumque obtusa, anteriora 0·7—1 mm lateralia 1—1·2 mm lata; petala [illegible] ue rose

4—5 mm longa 1·5—2 mm lata obovato cuneata vel magis ovalia in unguem subsensim vel subabrupte contracta, antherae 0·5—0·6 mm longae; siliquae 9—26 mm longae 1—1·3 mm latae longitudinaliter venosae nervo medio tenui plerumque usque ad apicem prominenti, in pedicellis 4—8 mm longis patentes vel horizontaliter patentes, stylus crassus vel crassiusculus 0·3—0·5 mm longus, semina ovalia vel late ovalia 1—1·2 mm longa 0·6—0·8 mm lata in parte superiore anguste alata rarius nonnulla aptera. Cetera ut in A. Besseri, a qua statura ad summam humiliore, foliis saturate viridibus floribus dilute roseis, siliquis latioribus patentibus vel horizontaliter patentibus venosis, nervo medio distinctiore plerumque usque ad apicem prominenti, seminibus maioribus alatisque etc et statione in regione subalpina bene distinguitur.

In rupibus calcareis Carpatorum orientalium locis siccioribus: Budyowska Wielka 1555 m (Zapałowicz), Czywczyn meridiem versus 1530 m (Zapałowicz, Wołoszczak), Petrile Doamnei circ. 1550 m, hic altior et siliquis partim suberectis: aut minus typica aut varietas separata (Turczyński).

Arabis hirsuta × Jacquinii. A. decipiens m. Exemplum deflorescens, 4 caule, caule primario in parte superiore destructo, 20 cm altum; radix simplex, caulis stolonibus carens simplex erectus in parte infima cum foliis basalibus griseo viridibus hirsutus pilis partim furcatis, iam infra medium glaber; folia remote denticulata, basalia rosulata oblonga in petiolum cuneato angustata, caulina pauca remotiuscula oblonga sparse hirsuta paululo nitida basi paulo angustato rotundata sessilia; flores in racemo elongato supremi siliquas proximas superantes, sepala 2·5 mm longa 0·6—0·8 mm lata acutiuscula vel obtusiuscula lateralia basi paulo saccata, petala alba 3·5 mm longa 0·7 mm lata, siliquae nondum maturae cum stylo brevi crasso, pedicelli evidenter breves in praesenti ad 4 cm tantum longi.

In Tatris orientalibus: Faiksowe Ściany solo calcareo 1500 m (Kotula).

Caule stolonibus carenti, inferne cum foliis basalibus griseo viridibus hirsuto, floribus parvis et pedicellis brevibus A. hirsutae, imprimis eius var. breviflorae respondens; caule iam infra medium glabro, foliis remote denticulatis, caulinis paucis remotiusculis basi rotundata sessilibus et sepalis partim acutiusculis A. Jacquinii propior.

Ambo parentes in hac parte Tatrorum frequentes.

Arabis hirsuta subsp. sudetica × *alpina. A. Kotulae m.* (A. Retziana × bellidifolia Kotula Distrib. Plant. Tatr. p. 251 cum annotatione „verisimiliter"). Exemplum spectabile, maturum, 76 cm altum; radix simplex monocephala unicaulis, caulis firmus erectus fere usque ad inflorescentiam valde elongatam inferne pauciramosam 41 cm longam pilis simplicibus hirsutus superne glaucescens; laminae foliorum basalium rosulatorum destructae, folia caulina sparsius hirsuta suprema glabra subdensa internodiis longiora magna sinuato dentata ovato oblonga ad 4·5 cm longa ad 2 cm lata suprema lanceolata, basi rotundata vel subcordata sessilia; siliquae numerosae laxiusculae 38—50 mm longae 1·5—1·7 mm latae nervo medio distincto partim usque ad apicem prominenti patentes nonnullae deflexae supremae suberectae, stylus brevis crassus 0·5 mm longus, pedicelli 5—12 mm longi, semina 1·5 mm longa 1 mm lata late ovalia distincte alata ala apice ad 0·3 mm lata.

In Tatris orientalibus: Zimne Źródła solo calcareo 1195 m (Kotula).

Habitu, radice monocephala, caule stolonibus carenti solitario fere dense foliato firmo erecto, nervo medio siliquarum distincto, seminibus latioribus manifestius alatis subsp. sudeticae, foliis caulinis magnis sinuato dentatis basi omnibus exauriculatis, siliquis paulo latioribus laxiusculis inferioribus patentibus supremis suberectis A. alpinae propior.

Ambo parentes proveniunt loco indicato.

Arabis alpina × *hirsuta subsp. sudetica. A. calcigena m.* Exemplum maturum, 30 cm altum; caulis inferne flexuosus ex axillis foliorum stolonifer superne erectus firmulus simplex, cum foliis pedicellisque pilis maxima ex parte stellatis petiolatis hirtus; folia basalia delapsa, caulina subdensa internodiis longiora parvula obovato oblonga media ad 2·3 cm longa superne ad 1 cm lata remote denticulata: denticulis utrinque 3—4, basi cordata vel truncata sessilia auriculata: auriculis patentibus; flores in apice racemi adhuc praesentes pauci, sepala 2·5 mm longa circ. 1 mm lata obtusiuscula pilis stellatis adspersa lateralia basi saccata, petala alba 6 mm longa 2·5 mm lata obovato cuneata, antherae 0·6 mm longae; siliquae 25—33 mm longae 1·5 mm latae patulae nervo medio inferne prominulo vel nullo, stylus brevis crassus 0·3—0·5 mm

longus, pedicelli 3·5—7 mm longi, semina 1·3—1·5 mm longa 0·8 mm lata anguste alata.

In Alpibus Rodnensibus: Corongisu in latere septemtr. occidentali solo calcareo 1900 m (Zapałowicz).

Caule graciliore stolonifero hirto, foliis latiusculis, sepalis lateralibus basi saccatis, siliquis et habitu A. alpinae, foliis caulinis basi auriculatis remote denticulatis, floribus parvulis sepalisque angustioribus subsp. sudeticae respondens.

In his Alpibus crescunt ambo parentes.

Arabis arenosa subsp. Borbasii × Halleri. A. saccata m. [A. Halleri × arenosa Kotula Distrib. Pl. Tatr. p. 253 et in herb. nomen solum]. Exemplum florens, 18 cm altum. Planta glabra bicaulis viridis; caulis adscendens inferne stolones tenues agens simplex vel superne pauciramosus; folia tenuia non nitida, basalia ad 3·5 cm longa laxe rosulata nonnulla indivisa ovato vel cordato subrotunda maiore ex parte breviter lyrata 2—4 iuga, caulina infima conformia breviter lyrata, media brevius petiolata ovato vel oblongo cuneata sinuato paucidentata superiora angustiora subintegra vel integra; sepala anteriora obtusa 2·8—3 mm longa 1·1—1·5 mm lata ovalia, lateralia 3 mm longa 2 mm lata late ovata basi distincte saccata; petala alba 6—6·5 mm longa 3—3·2 mm lata leviter emarginata in unguem subabrupte contracta, antherae 0·7 mm longae; siliquae iuveniles in pedicellis ad 11 mm longis stylo brevi crasso terminatae.

In regione alpina Tatrorum orientalium: Widły (sec. herb., Trystarski Wierch sec. Distr. Pl. Tatr. p. 253), solo calcareo, a Kotula lecta.

Floribus et stylo siliquarum subsp. Borbasii, stolonibus et glabritate A. Halleri imprimis eius var. devestitae respondens et ad summam etiam foliis et fortasse pedicellis longiusculis posteriori propior.

Ambo parentes proveniunt in parte Tatrorum designata.

O zmianach degeneracyjnych w jądrach niedojrzałych jaj. — Über eigentümliche Degenerationserscheinungen des Keimbläschens.

Mémoire

de M. **K. KOSTANECKI** m. t.,

présenté dans la séance du 5 Février 1912.

(Planche I. et II).

I.

Ich habe in einer kürzlich erschienenen Arbeit beschrieben, daß die Eier von *Mactra*, durch KCL-Mischung (von bestimmter Konzentration und bei bestimmter Zeitdauer ihrer Einwirkung) zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt, zwei Richtungskörper ausstoßen und sodann eine Furchungsspindel entwickeln, worauf nur ausnahmsweise die Teilung des Zellleibes in zwei Furchungszellen erfolgt, sondern vielmehr gewöhnlich die Entwicklung ohne Zellleibsteilung vor sich geht. Wie ich mich an Serien, die ungefähr $3^1/_2$ bis 4 Stunden oder länger von Beginn des Experiments fixiert wurden, überzeugen konnte, verschmelzen die aus der Furchungsspindel hervorgegangenen Kerne gewöhnlich wieder miteinander und geben bei der nächsten Mitose wieder eine zweipolige Spindel; dieser Vorgang, der zur Bildung immer größerer Synkaryonten führt, wiederholt sich mehrmals, und aus den Bildern der nacheinander fixierten Stadien kann man folgern, daß die Pausen zwischen je zwei Mitosen, ebenso die Mitosen selbst lange dauern; jedenfalls erhält man angesichts der noch immer unterbleibenden Zellteilung noch nach 6 oder 8 Stunden Bilder, wo in dem einheitlichen Zellleibe entweder ein oder zwei große Synkaryonten oder aber bipolare Mitosen mit sehr großer Zahl von Chromosomen enthalten sind; erst in späteren Stadien sind pluripolare Mitosen und als ihr Resultat Kerne in größerer Anzahl zu [illegible]

Allerdings findet man in allen Versuchen eine Reihe von Eiern, bei denen die Einwirkung der KCL-Mischung keine Veränderungen hervorgerufen hat, so daß bei jedem Versuche eine größere Anzahl von Eiern mit erhaltenen Keimbläschen zu sehen ist.

Desto mehr war ich erstaunt, bei der Durchmusterung von Eiern, welche 4, 5 Stunden von Beginn des Experiments fixiert wurden, unter vielen Tausenden von Eiern, welche entweder bipolare Mitosen oder zwei Kerne (vergl. Taf. I, Fig. 1), eventuell auch nur einen Kern aufwiesen, ab und zu vereinzelte Eier zu finden, welche eine größere Zahl von Kernen enthielten, wie wir es in Fig. 2, 3, 4 (Taf. I.) sehen; die Kerne waren meist nicht alle von gleicher Größe, wenn auch die Unterschiede gewöhnlich gering waren; im Vergleich zu den Kernen der anderen Eier waren jedoch diese Kerne kleiner. Solche Eier machten auf den ersten Blick den Eindruck, als hätten sie sich im Gegensatz zu den übrigen viel schneller, jedoch gleichfalls unter Ausfall der Zellleibsteilung entwickelt. Diese Annahme erschien jedoch in Anbetracht des Mangels von Übergangsstadien, des Mangels von pluripolaren Mitosen nicht gerechtfertigt, und so mußte diese Erklärung der Bilder fallen gelassen werden, denn, wenn auch bei der künstlichen Parthenogenese individuelle Schwankungen im Entwicklungstempo in weiten Grenzen vorkommen, so haben wir es hier vor allem mit hochgradiger Verlangsamung, nicht aber mit Beschleunigung des Tempos zu tun.

Bei genauerer Prüfung dieser Eier, besonders bei Durchmusterung von Serienschnittten, in welche das Ei zerlegt wurde, konnte man eine Reihe von Tatsachen feststellen, welche auf eine andere Entstehungsweise dieser Bilder hindeuteten:

1) Zunächst fiel es auf, daß diese Eier im Gegensatz zu den übrigen in Entwicklung begriffenen keine Richtungskörper aufwiesen und daß infolgedessen die größeren Deutoplasmakörner an der ganzen Peripherie dieser Eier gleichmäßig verteilt waren, während man in anderen Eiern die Stelle, an der die Ausstoßung der Richtungskörper stattgefunden hat, von großen Deutoplasmakörnern frei findet.

In Anbetracht dieser Tatsache könnte man vermuten, daß es sich um Eier handelt, bei denen die Richtungskörper nicht ausgestoßen worden sind, und in denen sich aus den im Eizellleib zurückgehaltenen Kernen weitere Kerngenerationen herausgebildet

haben. Daß man bei *Mactra* durch Anwendung stärkerer KCL-Gemische — (hier handelte es sich jedoch um Eier, die der Einwirkung schwächerer Mischungen ausgesetzt waren) — eine Zurückhaltung der Richtungskörper erzielen kann, habe ich in mehreren Arbeiten festgestellt, worauf hier verwiesen werden mag; aber auch solche Eier liefern anfangs infolge der Verschmelzung der Kerne ganz analoge Bilder wie die Eier, bei denen die Richtungskörper ausgestoßen wurden, also große Synkaryonten oder chromosomenreiche, bipolare Mitosen.

2) Sodann konnte man an Serienschnitten feststellen, daß die Zahl der in solchen Eiern enthaltenen Kerne gewöhnlich 12 betrug, was sofort auf einen Zusammenhang dieser Tatsache mit der für die Geschlechtszellen von *Mactra* konstanten Zwölfzahl der Chromosomen hinwies. Nur ausnahmweise konnte man auf einem Schnitt alle zwölf Kernbläschen sehen (z. B. Taf. I, Fig. 4), in Fig. 2 sieht man zehn, in Fig. 3 neun Kerne, die übrigen lagen in den nächsten Schnitten.

3) Schließlich — und diese Tatsache erwies sich für die Herleitung der Entstehung der Bilder von besonderer Bedeutung — konnte man bei allen solchen Eiern feststellen, daß sich in dem Protoplasmaleib außer den Kernen stets noch ein oder auch zwei in Eisenhämatoxylin dunkel schwarz tingierte Körper fanden; diese konnten aber schon unschwer als mehr oder weniger veränderte, vor allem hinsichtlich ihrer Größe mehr oder weniger reduzierte Kernkörperchen erkannt werden.

In befruchteten Eiern von *Mactra* sowie in solchen, die in parthenogenetischer Entwicklung begriffen sind, schwindet das Kernkörperchen schon während der ersten Richtungsmitose; der Fortbestand des Kernkörperchens in Eizellen mit einer größeren Zahl von Kernen wies also darauf hin, daß diese Eier das Stadium der Richtungsmitose wohl überhaupt nicht durchgemacht haben, und legten die Vermutung nahe, daß abnorme Vorgänge am Keimbläschen direkt zur Ausbildung von 12 Kernen aus seinen 12 Chromosomengruppen geführt haben dürften.

Ich habe von diesen Gesichtspunkten aus die Serien durchmustert und unter Tausenden von parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern Bilder gefunden, welche unschwer als Übergangsstadien zu den vorhin beschriebenen vielkernigen Eiern er[illegible] werden konnten und auf Grund deren die Entstehung der gr[illegible]

ren Anzahl von Kernen bis auf ihren Ausgangspunkt, nämlich das Keimbläschen, zurückverfolgt werden konnte.

Ich glaube, daß es auch für das Verständnis ihrer Genese am zweckmäßigsten sein wird, die Bilder von dem Endprodukt aus durch die Übergangsstadien hindurch bis zu ihrem Ausgangspunkt vorzuführen.

Was die Bilder der mehrkernigen Eier selbst betrifft, so habe ich schon hervorgehoben, daß die einzelnen Kerne nicht immer alle untereinander gleich waren; auch die Kerne in den verschiedenen Eiern wiesen nicht die gleiche Größe auf, so sind die Kerne in den in Fig. 2 und 3 (Taf. I) dargestellten Eiern kleiner als die Kerne in Fig. 4.

Ich glaube schließen zu dürfen, daß die Kerne der Fig. 2 und 3 noch nicht zu der Größe der Kerne in Fig. 4 herangewachsen sind, daß sie also gewissermaßen jünger sind, ebenso wie ich die Unterschiede der Größe zwischen den einzelnen Kernen in einem und demselben Ei gleichfalls hauptsächlich auf Aufquellungsunterschiede der einzelnen Kerne zurückführen möchte. Daß solche Bilder, wie in Fig. 2 und 3 tatsächlich als jüngere Stadien der Fig. 4 aufzufassen sind, glaube ich daraus schließen zu dürfen, daß die Eier, in denen kleinere Kerne zu sehen sind, größere Kernkörperchenüberreste enthalten (Fig. 2 und 3). Das Kernkörperchen unterliegt offenbar einer sehr langsamen Auflösung, während die Kerne allmählich zu größeren Bläschen aufquellen.

Bezüglich des Baues der Kerne sei hervorgehoben, daß sie ein feines, zartes, vor allem an der Oberfläche ausgespanntes chromatisches Netzwerk enthalten, so daß die Kerne, namentlich wenn sie zu größeren Bläschen angewachsen sind, den Eindruck chromatinarmer Kerne machen.

Für die Herleitung der Kernbläschen selbst sind vor allem Bilder wie die in Fig. 5, 6, 7 (Taf. I) von Bedeutung.

In Fig. 5 sieht man im Plasmaleib außer dem großen Kernkörperchen neun Kernbläschen, das Chromatin beginnt sich erst in Netzform anzuordnen; in den vier Kernen der einen Seite bildet es einen unregelmäßigen, stellenweise verdickten Ring und erinnert an die Gestalt, welche die Chromosomenvierergruppen des Keimbläschens bisweilen bieten, nur daß das Gefüge des Chromatins etwas gelockert erscheint und dieses mehr das Aussehen eines langausgezogenen, stellenweise verdickten, geschlängelt ringförmig verlau-

fenden Fadens angenommen hat. In der Mitte bietet der Zellleib ein weniger körniges, sondern mehr wabiges Aussehen dar.

In Fig. 6 enthält das Ei zwei Kernkörperüberreste — (die Keimbläschen der Eier von *Mactra* enthalten öfters mehrere Kernkörperchen) — neben dem einen sieht man noch die große Vakuole, welche gewöhnlich im Keimbläschen dem Kernkörperchen anliegt; sodann sieht man drei Kerne; von diesen enthalten zwei ein netzförmiges Chromatingerüst, in dem dritten bildet dasselbe einen geschlängelten Faden; die Kerne liegen innerhalb eines wabigen Netzwerkes, welches die Mitte des Eis einnimmt und sich deutlich von dem übrigen feinkörnigen Zellleibsteil unterscheidet.

In Fig. 7 sehen wir auf einem Schnitt vier kleine Kernbläschen; eines von ihnen liegt frei in dem körnigen Protoplasma, drei liegen auf einer wabigen Gerüstmasse, die noch viel deutlicher ist als in Fig. 5 und 6, und in der man unschwer die Überreste des Gerüstes des Keimbläschens erkennt; auf der einen Seite ist sogar noch eine Spur der Kernmembran des Keimbläschens zu sehen, während auf der anderen das Reticulum des Keimbläschengerüstes allmählich in das feinkörnige Protoplasma übergeht. Solche Bilder weisen, glaube ich, unzweideutig darauf hin, daß es sich um eine Auflösung des Keimbläschens handelt, daß der Inhalt des Keimbläschens sich mit der Zellleibsmasse vermischt und das Liningerüst des Keimbläschens in der Protoplasmamasse aufgeht; dies erinnert an analoge Veränderungen des Keimbläschens bei Beginn der ersten Richtungsmitose, sei es im befruchteten Ei, oder sei es bei künstlicher parthenogenetischer Entwicklung, nur daß dort die Auflösung der Kernmembran unter Einfluß der sich ausbildenden Strahlungen erfolgt, welche in das Kerninnere eindringen, um sich mit den Chromosomenvierergruppen zu verbinden, während hier eine Strahlung überhaupt fehlt. Es müssen hier demnach andere Momente die Veränderungen des Keimbläschens herbeiführen und den Schwund der Kernmembran einleiten.

Den Ausgangspunkt für die Veränderungen bildet aller Wahrscheinlichkeit nach ein Schwund der Kernmembran an einer ganz bestimmten Stelle, wodurch der Inhalt des Keimbläschens sich in das Plasma ergießt. In Fig. 8 (Taf. I) sehen wir den Überrest des Keimbläschens mit teilweise noch erhaltener, in Falten gelegte Kernmembran, auf der Seite, wo das Gerüst des Keimbläschens un- merklich in das feinkörnige Plasma übergeht, liegen sechs Ch

tinmassen, an Gestalt dicht gedrängten Chromosomenvierergruppen entsprechend; man gewinnt den Eindruck, als ob sie eben aus dem Keimbläschen ausgestoßen worden wären. Besonders instruktiv sind solche Bilder wie in Fig. 9 (Taf. I), wo die Kernmembran zum größten Teil schon geschwunden ist und nur um sechs zu Vierergruppen angeordnete Chromatinmassen sich noch in Falten erhalten hat, während andere fünf Chromosomengruppen bereits im feinkörnigen Plasma liegen; in Fig. 10 (Taf. I) sehen wir die Kernmembran in dem Schnitt erhalten, aber in sehr starke Falten gelegt, so daß die von der gefalteten Membran umgebenen Chromosomenvierergruppen gleichsam Höcker bilden, die zum Teil nur durch einen dünnen Stiel mit der Hauptmasse des Keimbläschens in Verbindung stehen.

Fig. 11 (Taf. I) lehrt uns, daß solche höckerartig vorspringende Chromosomengruppen sich von dem stark gefalteten Keimbläschen, das infolge teilweisen Austritts seines Inhalts wie geschrumpft erscheint, abschnüren und in das Protoplasma geraten können. Kleinere Faltungen der Kernmembran weisen die Keimbläschen aller Eier bei *Mactra* auf und die Stellen, wo die Chromosomenvierergruppen der Kernmembran anliegen, buchten sich immer etwas vor, wie wir es z. B. in Fig. 12 (Taf. I) sehen; die Keimbläschen haben eine nur annähernd runde Gestalt.

Wenn wir vor allem die Fig. 5—10 betrachten und sie von Fig. 10 zurück bis Fig. 5 verfolgen, so haben wir, glaube ich, eine kontinuierliche Reihe der Vorgänge, welche darauf beruhen, daß das Kernbläschen infolge stellenweiser Trennung der Kontinuität seine Spannung verliert und daß sein Inhalt sich mit dem Protoplasma vermischt; die Kernmembran und das Liningerüst des Kerns wird allmählich aufgelöst, das Kernkörperchen oder die Kernkörperchen erhalten sich lange Zeit hindurch, während die dem Kernkörperchen anliegende Vakuole schwindet; die ins Plasma geratenen Chromosomenvierergruppen bilden sich allmählich zu gesonderten Kernbläschen um. Solche Bilder von gleichsam zerfließenden Keimbläschen habe ich in größerer Zahl gefunden; um die Zahl der Bilder nicht zu häufen, gebe ich in Fig. 5—10 nur eine kleine Auswahl der angetroffenen Bilder.

Die Hauptfrage, welche wir erklären müssen, ist meiner Ansicht nach die: welche Umstände veranlassen die, aller Wahrscheinlichkeit nach, an einer zunächst beschränkten Stelle auftretende Auflö-

sung des Keimbläschens? Und auch hiefür glaube ich in meinen Präparaten Anhaltspunkte gefunden zu haben.

Für die Beurteilung der Befunde ist es wichtig, sich zu vergegenwärtigen, daß die Eier von *Mactra*, wenn sie in reinem Meerwasser allein belassen werden, stundenlang liegen bleiben können, ohne irgend welche Veränderungen aufzuweisen; ich habe noch nach 24 Stunden die Eier mit wohl erhaltenem, rundem Keimbläschen gefunden; die Veränderungen, die zur Ausbildung der ersten Richtungsspindel führen, beginnen erst, wenn Sperma hinzugefügt wird, oder wenn die Eier in Lösungen, welche die künstliche Parthenogenese einzuleiten imstande sind (in diesem Falle KCl-Meerwasserlösung), gebracht werden. Ein Teil der Eier widersteht jedoch bei allen Versuchen der Einwirkung dieser Lösungen; man findet stets auch nach 24 Stunden einen Teil der Eier mit erhaltenem Keimbläschen, ebenso werden auch durch den Zusatz von Sperma nicht alle Eier zur Entwicklung angeregt, sondern es verharren einige, wahrscheinlich diejenigen, welche noch nicht die nötigen inneren Veränderungen durchgemacht haben, auf dem Stadium des Keimbläschens.

Ich habe mich nun überzeugt, daß an den Eiern, bei denen die KCl-Lösung keine Bildung der ersten Richtungsspindel hervorgerufen hat, sondern das Keimbläschen sich erhalten hat, eigentümliche Vorgänge stattfinden können, welche auf eine Ausscheidung von Kernbestandteilen in das umgebende Protoplasma hindeuten; teilweise läßt sich auch die Verwendung der aus dem Kern ausgetretenen Stoffe, oder wenigstens eines Teils derselben, mit großer Wahrscheinlichkeit erschließen: man sieht nämlich oft dicht neben der Membran des Keimbläschens oder in einiger Entfernung von ihr größere Partikel, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färben; die Partikel können verschiedene Gestalt und Größe aufweisen, in denselben Eiern sieht man neben den größeren Partikeln näher der Peripherie des Eies dunkel tingierte Massen, welche jedoch sich dadurch unterscheiden, daß sie etwas weniger intensiv schwarz gefärbt erscheinen, sodann kleiner sind und meist die Gestalt von runden Körnern aufweisen und zum Teil in Gruppen beisammen liegen. Es drängt sich die Vermutung auf, daß sie an die Peripherie des Eies wandern und dazu bestimmt sind, die dunkle K[illegible] schicht an der Peripherie der Eizelle zu vermehren, wie d[illegible] dung dieser Körnerschicht überhaupt wohl auf diese aus den

ausgewanderten Stoffe zurückzuführen ist. Die Herkunft dieser Deutoplasmakörner an der Oberfläche des Eies, die in frischem Zustande eine dunkle Farbe aufweisen, würde an analoge Befunde Wagner's an den Eiern der Amphibien erinnern, der zu dem Schluß gelangt, daß das Pigment des Amphibieneies seine Existenz der Tätigkeit des Keimbläschens verdankt. In manchen Eiern mit erhaltenem Keimbläschen, in denen man diese dunklere Masse noch im Protoplasma zerstreut sah, fiel es mir auf, daß die Körner an der Peripherie noch weniger zahlreich waren, was gleichfalls auf einen genetischen Zusammenhang der beiden Tatsachen hinwies. Ein Teil der vom Keimbläschen ausgeschiedenen Stoffe wird wohl auch in die feinkörnige Dottermasse des Zellleibes verwandelt oder aber zur weiteren Verwendung im Plasmaleib aufgelöst.

In einigen Eiern konnte gerade das Stadium des Hindurchtritts von Stoffen aus dem Kern durch die Kernmembran wahrgenommen werden, ein „Ausschwitzen", wie es einige Autoren nennen (vergl. Taf. I, Fig. 13).

Ich glaube, daß die angeführten Tatsachen den Schluß gestatten, daß aus den Geschlechtsorganen die Eier nicht alle in demselben Stadium der inneren Differenzierung entleert werden, — ich möchte sagen, nicht alle in demselben Zustande der Reife, wenn dieser Ausdruck für das Ei nicht schon eine andere Bedeutung gewonnen hätte, — ich glaube, daß die Eier, welche der Einwirkung des KCl-Gemisches widerstehen (ähnlich wie bei der Befruchtung der Einwirkung des Spermas) und deren Keimbläschen erhalten bleiben, solche sind, in denen die Keimbläschen noch mit Stoffen beladen sind, welche noch nicht in das Protoplasma übergegangen sind.

In solchen Eiern gehen weiterhin, sei es noch in dem KCl-Gemisch, sei es nach nachträglicher Übertragung in frisches Meerwasser diese Ausscheidungsvorgänge seitens des Kerns vor sich.

Aber ich glaube, daß die Wirkung des KCl-Gemisches dennoch die Eier angegriffen und besonders auf irgend welche Weise eine Schwächung der Kernmembran hervorgerufen hat, so daß im Moment des Hindurchtritts von Substanzstoffen aus dem Kern die Kernmembran an der Stelle zerrissen wird und etwas mehr von dem Inhalt des Keimbläschens in das umgebende Protoplasma austritt, wodurch es bei den geänderten Spannungsverhältnissen zu einer stärkeren Faltung der Kernmembran kommt. Und ich glaube, daß gerade das Einreißen der Kernmembran den Beginn ihres

Schwundes bedeutet, den wir vorhin in den einzelnen Phasen verfolgen konnten. Durch den Schwund der Kernmembran gelangen also früher oder später die Chromatinmassen, welche als Vierergruppen (deren Form im einzelnen bekanntlich variieren kann) an der Peripherie des Keimbläschens angeordnet sind, in das Protoplasma des Zellleibes. (Auf diesen Vorgang würde der von R. Hertwig angewandte Ausdruck „Karyorhexis“ passen; bei *Actinosphaerium* beschreibt er unter diesem Namen die Auflösung der Kerne zu zerstreut im Plasma liegenden Chromatinkörpern, deren weitere Schicksale sich jedoch ganz anders gestalten). Die ins Plasma geratenen Chromosomengruppen entwickeln sich nunmehr zu selbständigen Kernbläschen, deren Zahl, wie ich schon hervorgehoben habe, entsprechend der Zahl der Chromosomenvierergruppen gewöhnlich 12 beträgt.

Mit den Chromosomenvierergruppen gelangt auch das Kernkörperchen (eventuell die Kernkörperchen) ins Protoplasma. Die in der dem Kernkörperchen anliegenden Vakuole befindliche Flüssigkeit vermengt sich offenbar spurlos mit dem Protoplasma. Daß das Kernkörperchen sich sehr lange erhält, wo die Kerne schon zu großen Blasen aufgequollen sind, ist gewiß auffallend; bei der Ausbildung der Richtungsspindel schwindet es schon während der ersten Richtungsmitose. Dieser Umstand läßt darauf schließen, daß entweder das Kernkörperchen noch eine andere Beschaffenheit besaß als in den Keimbläschen, die zur Bildung der ersten Richtungsspindel bereit sind, oder daß die Beschaffenheit des Protoplasmas, in dem keine Strahlungen auftraten, aus irgend einem Grunde keine so schnelle Auflösung des Kernkörperchens herbeiführen konnte.

Bei der Betrachtung der Eier mit den schon aufgequollenen Kernen habe ich fast stets ein Moment beobachtet, welches, wie ich glaube, nicht ohne theoretisches Interesse ist und auch für die von mir aufgestellte Deutung der Herleitung der Bilder nicht unwesentlich ist. Ich habe nämlich neben den bläschenförmigen Kernen oder zwischen ihnen in dem Protoplasma öfter Gruppen von kleinen, dunkel tingierten Körnchen gefunden (ähnlich denen, welche die Peripherie des Eies kennzeichnen). Bei der normalen Ausbildung der ersten Richtungsmitose findet man solche Körnchen im Protoplasma nicht. Dies berechtigt meiner Meinung nach zu der Annahme, daß die Keimbläschen, welche eine Richtungsspindel bilden, in das Protoplasma außer dem Reticulum und dem K

nur die Chromosomen und ein Kernkörperchen, das schon chemisch so weit verändert ist, daß es rasch im Protoplasma aufgelöst wird, austreten lassen, sonst aber jedoch keine weiteren speziell charakteristischen Stoffe; die Stoffe, welche meiner Ansicht nach zur Bildung der peripheren Körnerschicht verwendet werden, wurden offenbar schon früher ausgeschieden, das heißt, daß das Keimbläschen erst im Zustande einer bestimmten inneren Differenzierung die erste Richtungsspindel bildet.

Bei den uns hier beschäftigenden Vorgängen wurde das Keimbläschen gerade, als es diese Umwandlungen durchmachte, überrascht, seine Kernmembran zerrissen und sodann aufgelöst; dadurch gelangen in das Protoplasma die Chromosomengruppen, das Kernkörperchen, welches, wie man aus seinem langen Bestande schließen kann, noch nicht die definitiven Qualitäten angenommen hat, außerdem jedoch gelangen ins Protoplasma auch Stoffe, mit denen das Keimbläschen noch beladen ist und welche noch vor der Auflösung des Keimbläschens hätten ausgeschieden werden sollen, und diese Stoffe machen dieselben Veränderungen durch, nämlich sie wandeln sich in die runden Körnchen um; das Keimbläschen war eben (ich gebrauche den Ausdruck mit der oben gemachten Einschränkung) noch nicht reif.

Ein Moment noch möchte ich hervorheben: Ich habe oben betont, daß ich meist 12 Kernbläschen gefunden habe und daß gewöhnlich die Kerne ungefähr gleich groß waren, kleinere Größenunterschiede glaubte ich auf zeitliche Unterschiede in der Aufquellung der Kerne zurückführen zu können. Ab und zu sah ich jedoch in den Eiern einige viel größere Kerne, aber dann war gewöhnlich die Zahl der Kernbläschen geringer; dies läßt die Deutung zu, daß vielleicht aus zwei dicht nebeneinander liegenden Chromosomenvierergruppen sich ein gemeinsames Kernbläschen gebildet hat, oder daß zwei anfangs selbständige Kernbläschen nachträglich verschmolzen sind.

Anderseits fand ich öfter Bilder (wie z. B. in Fig. 14, Taf. I), wo ich einer viel größeren Zahl von Kernen begegnete, die Kerne waren dann jedoch überwiegend entschieden kleiner. Hier drängt sich gewiß die Vermutung auf, daß solche Kerne nicht aus den ganzen Chromosomenvierergruppen hervorgegangen sind, sondern daß das Gefüge der Chromosomenvierergruppen gelockert war und daß sie in ihre einzelnen Elemente, meist wohl Doppelelemente

zerfallen waren und daß aus diesen sich selbständige Kerne bildeten, vermehrt an Zahl, aber entsprechend dem geringeren Chromatingehalt kleiner an Volumen.

Fig. 14 ist insofern lehrreich, als das Ei Kerne von sehr ungleicher Größe enthält; zwei davon sind sicherlich auf ganze Chromosomenvierergruppen, die übrigen auf Teile derselben zurückzuführen.

Ich habe mir angesichts der angetroffenen Bilder die Frage gestellt, ob sich solche Eier, in denen sich aus den Chromosomengruppen durch Auflösung des Keimbläschens die bläschenförmigen Kerne ausgebildet haben, weiter entwickeln können.

Wenn wir auch diese Möglichkeit nicht ausschließen können, so glaube ich jedoch kaum daran. Allerdings erscheint die Entscheidung dieser Frage deswegen umso schwieriger, ja sogar unmöglich, weil solche Eier auf Schnitten in den späteren Versuchsstadien sich unter Tausenden von Eiern befinden, die infolge des Ausbleibens der Zellteilung selbst auch schon mehrkernig sind; das Erkennungszeichen aber, welches zum Auffinden der Eier dienen könnte, nämlich das neben den Kernen im Plasma liegende Kernkörperchen, besteht nicht mehr, da es bereits allmählich aufgelöst worden ist.

Ich möchte jedoch vor allem aus dem Grunde eine Weiterentwicklung solcher Eier ausschließen, weil ich in dem ganzen Prozeß keine Spur einer Beteiligung des zur Entwicklung nötigen Zellorgans, nämlich des Centriols und der sich um dasselbe gruppierenden Strahlung gesehen habe, so daß ich diesen ganzen Prozeß doch als Degenerationsprozeß auffassen muß, bei dem sich allerdings die Chromosomenvierergruppen durch Aufquellung zu bläschenförmigen Kernen für eine Zeitlang vor der Auflösung, also vor dem Untergang retten.

II.

Die von mir dargestellten Bilder und ihre Deutung bezüglich des genetischen Zusammenhangs bedürfen noch in einigen Punkten der Besprechung.

1.

Ich habe in der Literatur nur wenige Angaben gefunden, welche einigermaßen analoge Bilder in den Eiern darstellen; unter diesen kommen die von Rubaschkin beschriebenen Veränderungen an den Eiern in zugrunde gehenden Graafschen Follikeln des

Meerschweinchens unseren Bildern am nächsten, aber nur bezüglich des Endstadiums, während die Genese der Bilder auf einem anderen Vorgang beruht.

Rubaschkin hat nämlich in diesen Eiern charakteristische Veränderungen der Richtungsspindel beobachtet, — gewöhnlich der



ersten Richtungsspindel; falls ausnahmsweise die erste Richtungsspindel zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers geführt hat, sah er analoge Veränderungen an der zweiten Richtungsspindel: er fand in solchen Eiern Spindeln (wie sie ähnlich schon vorhin von Rabl und Spuler beschrieben wurden), welche sich von der Richtungsspindel normaler Eier durch ihre großen Dimensionen, durch Anwesenheit von Polstrahlen und durch ihre viel tiefere Lage unterschieden. Diese Spindeln erfahren sodann eine weitere

Umbildung; es tritt eine Absplitterung der achromatischen Fäden und eine Zerstreuung der Chromosomen ein, die achromatischen Fäden gehen dann nach allen Richtungen auseinander, ohne ein bestimmtes System einzuhalten, so daß keine Spur einer regelmäßigen karyokinetischen Figur mehr zu finden ist und die Chromosomen äußerst unregelmäßig im ganzen Protoplasma zerstreut erscheinen.

Die einzelnen Chromosomen verwandeln sich unter Schwund der Strahlungsüberreste in entsprechend viele einzelne Kernbläschen, die dann entweder isoliert oder in mehr oder weniger großen Gruppen liegen und sodann zu größeren Bläschen zusammenfließen können.

Ich gebe hier von den Figuren Rubaschkin's in der Textfigur A, B und C drei Bilder (seiner auf $^2/_3$ verkleinerten Figur 8, 9 und 10), von denen Fig. A und B die Umwandlung der ersten, Fig. C die der zweiten Richtungsspindel betrifft. Die Ähnlichkeit mit den von mir beschriebenen Bildern ist augenfällig.

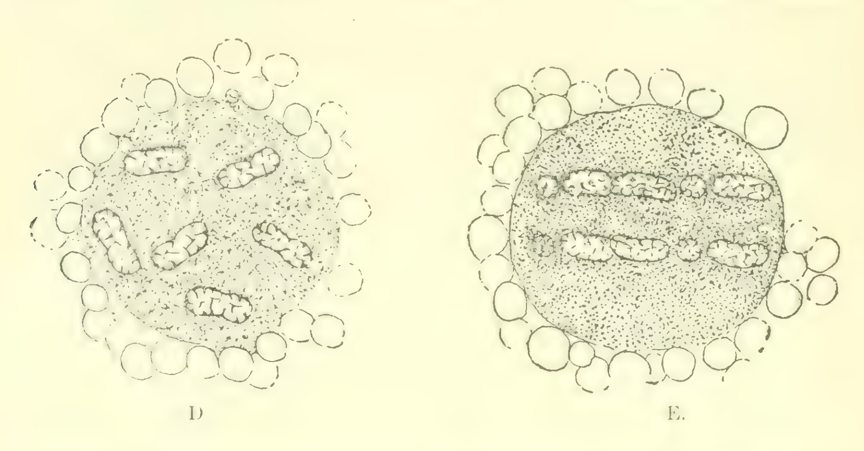
An die Bildung der Kernbläschen kann sich eine Fragmentation des Eis in meist unregelmäßige Territorien anschließen, wie sie ähnlich von Janošik, Henneguy, Rabl u. a. beobachtet wurde, welche jedoch Rubaschkin mit Recht nicht als einen Beweis für die parthenogenetische Entwicklungsfähigkeit des Eies betrachtet, sondern mit Sobotta und Bonnet als eine Degenerationserscheinung auffaßt.

Ähnliche Bilder, wie Rubaschkin in seinen Präparaten angetroffen hat, und deren Genese gleichfalls auf Umwandlungen der Richtungsspindel beruhte, haben Schiller und Matscheck experimentell in den Eiern von Copepoden hervorgerufen.

Matscheck fand, daß, wenn die Weibchen bei der Eiablage durch „Herumhetzen" beunruhigt werden, die Eier längere Zeit in den Ovidukten in unbefruchtetem Zustande zurückgehalten werden. Hierdurch wird der schon im Gang befindliche Prozeß der Eireifung unterbrochen: die im Äquator der ersten Richtungsspindel biserial angeordneten Ditetraden bilden sich durch allmähliche Vakuolisierung zu Bläschen um, der Kern sucht auf eine stabilere Stufe der Chromatinverteilung, welche an die Anordnung der Kernsubstanzen im typischen „Ruhestadium" erinnert, zurückzukehren; dadurch erhielt Matscheck anstatt einer biserialen Anordnung von Chromosomen eine biseriale Anordnung von Kernbläschen, die sich schließlich zu einer Art ruhenden Kerns vereinigten.

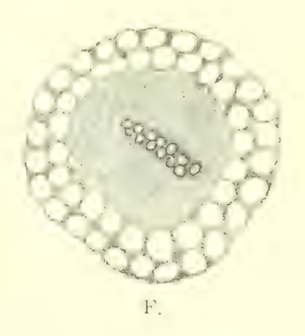
Die Textfiguren D und E geben uns die Bilder seiner Fig. 26 *a* und *b*.

Schiller konnte gleichfalls bei Copepoden durch mechanische Reize in den Ovidukteiern experimentell die Umwandlung der in



D E.

biserialer Anordnung befindlichen Vierergruppen der ersten Richtungsspindel zu gesonderten Bläschen hervorrufen, wie die nach seiner Figur 52 reproduzierte Textfigur F zeigt.



F.

O. und R. Hertwig haben bei Echinodermen aus Kernspindeln durch Zusatz von Chinin verschiedene abweichende Kernfiguren erhalten; die Strahlung wurde rückgebildet, aus den Chromosomen entwickelten sich verschieden große Kernbläschen „in ähnlicher Weise, wie es bei Entstehung der Tochterkerne geschieht, wo auch erst jederseits von der Teilungsebene nach eben vollendeter Furchung je ein Haufen zusammengedrängter Kernvakuolen erscheint“.

Wir sehen demnach, daß das Endresultat, nämlich die Ausbildung mehrerer bläschenförmiger Kerne aus den einzelnen Chromosomen in den Arbeiten von Rubaschkin, Hertwig, Matscheck und Schiller ganz ähnlich wie in unseren Bildern erscheint, daß aber die Genese eine andere ist; dort entwickelten sich nämlich die Kernbläschen gleichfalls aus einzelnen Chromosomen, aber aus Chromosomen, die durch eine typisch eingeleitete Mitose in die erste Richtungsspindel eingegangen sind; in meinen Präparaten hatte ich keine Anhaltspunkte dafür, als Ausgangspunkt der von mir beschriebenen Bilder eine Umwandlung der Richtungsspindel anzunehmen, vielmehr mußte ich eine direkte Umwandlung des Keimbläschens feststellen, ohne daß es vorher zur Bildung einer Spindel kam.

In den Versuchen von Matscheck, Schiller, O. und R. Hertwig wurde der Gang der Karyokinese sistiert und es wurde die bläschenförmige Umwandlung der Chromosomen eingeleitet, bevor die Mitose zur Bildung von zwei gesonderten Chromosomentochtergruppen geführt hat. Die Ausbildung von kleinen Teilkernen (Karyomeren) aus den einzelnen Chromosomen (oder Chromosomenvierergruppen) hat in den Versuchen der angeführten Autoren und den meinigen insofern nichts besonders Auffallendes an sich, als ja bei der Mitose in Gewebszellen, vor allem aber in Furchungszellen, in den Anaphasen der ersten Furchungsspindel und selbst während der Herausbildung des Eikerns nach der zweiten Richtungsmitose häufig, bei vielen Tieren sogar ständig, beobachtet wird, daß die einzelnen Chromosomen der beiden Chromosomentochterplatten sich zu besonderen Bläschen umwandeln, wodurch die Tochterkerne eine Zeitlang maulbeerförmig erscheinen, bis dann gewöhnlich eine Verschmelzung zu einem einheitlichen Bläschen erfolgt. Ich verweise auf die schönen Bilder dieser Art, die in den Arbeiten von O. und R. Hertwig, Henneguy, Rückert, Häcker, Vejdovský, Herbst, Reuter, Boveri, Soulier, Bonnevie, Lillie, Goldschmidt, Jörgensen u. v. a., für Pflanzen bei Němec u. a. enthalten sind; ich selbst habe Beispiele dieser Art bei Echinodermen, bei *Ciona*, *Cerebratulus*, *Myzostoma*, *Mactra* beobachtet. Ähnliche Bilder beschreiben bei experimentell beeinflußten Eiern Herbst, Baltzer, Konopacki, Buchner, Godlewski. Eine analoge Umwandlung der Tochterchromosomen zu besonderen Kernbläschen wurde von Herbst, Baltzer, Konopacki, von mir bei

Mactra in verschiedenen Versuchen beobachtet, besonders wenn die Chromosomen bei der Metakinese in ungleichem Tempo nach den Polen hinbefördert werden und in der Wanderung zurückbleiben, so daß zwischen den Tochtersternen oder Tochterspiremen einzelne Chromosomen oder Chromosomengruppen im Bereich der Spindel liegen bleiben. Aus solchen „nachhinkenden" Chromosomen bilden sich gleichfalls selbständige kleine Kernbläschen.

Rubaschkin bemerkt in seiner Arbeit, daß er öfters in seinen Präparaten anstatt einer zweipoligen Spindel Bilder sah, wo die beiden Pole der mitotischen Figur dicht aneinander lagen, oder aber „eine monozentrische Form der Mitose, wobei alle achromatischen Fasern nur aus einem Zentrum ausgehen, die Chromosomen aber im Ei zerstreut sind" (also Bilder, welche den von M. Boveri genauer analysierten und dann von mehreren Autoren beschriebenen „Monastern" entsprechen); die um solche einpolige Strahlungen gruppierten Chromosomen sah Rubaschkin gleichfalls sich zu gesonderten Kernbläschen umwandeln.

Ich habe nun bei *Mactra*, wie ich in meiner letzten diesbezüglichen Arbeit (1911) genauer ausgeführt habe, Monasterbilder in verschiedenen Stadien angetroffen. Die Chromosomen dieser Monaster bildeten sich zu gesonderten Kernbläschen um, aber aus den angetroffenen Bildern mußte ich schließen, daß die gesonderten Bläschen im Laufe der Entwicklung zu einem gemeinsamen Kern verschmolzen. Ich habe in der letzten Arbeit eine Figur abgebildet und wiederhole sie hier als Figur 15 (Taf. I), aus der zu ersehen ist, daß bisweilen sogar einzelne Chromosomen sich zu Kernbläschen umwandeln, während andere noch die Gestalt von typischen Chromosomen beibehalten. Und doch glaube ich diese Ursprungsquelle für die von mir beobachteten und beschriebenen Bilder nicht annehmen zu können, und zwar aus dem Grunde nicht, weil ich in den Monastern niemals neben den Chromosomen Überreste des Kernkörperchens gefunden habe; dieses war vielmehr schon früher der Auflösung anheimgefallen. Der Fortbestand des Kernkörperchens neben den bläschenförmigen Kernen bildete aber gerade in unseren Bildern ein äußerst charakteristisches und auffallendes Kennzeichen, das zur Annahme der Genese führte, welche wir für sie annehmen mußten, nämlich die Entstehung aus der Auflösung des Keimbläschens ohne Einwirkung von Strahlungen (oder, wie ich hinzufügen darf, auch nur einer einfachen, infolge der Unterdrük-

kung der Teilung des Teilungszentrums zur Bildung eines Monasters führenden Strahlung).

Mit Amitose kann der von mir beschriebene Vorgang nicht verglichen werden, denn bei der Amitose, wie sie auch des genaueren verlaufen mag, wird der ganze Kern, samt Kernmembran, Kernsaft, Kerngerüst und Nukleolen in Tochterkerne zerschnürt, hier aber wird die Membran zunächst teilweise, dann ganz aufgelöst, der Kernsaft und ein Teil des Kerngerüstes vermengt sich allmählich mit dem Protoplasma so innig, daß schließlich nicht einmal Spuren dieser Kernbestandteile aufgefunden werden können, das Kernkörperchen gelangt ins Protoplasma, wo es nur ganz langsam aufgelöst wird, die herausdifferenzierten Chromosomen oder vielmehr Chromosomengruppen kommen zunächst frei ins Protoplasma zu liegen, und aus ihnen bilden sich erst stufenweise bläschenförmige Kerne mit allen charakteristischen Merkmalen heraus.

Auf den ersten Blick könnte ein Analogon zu unseren Bildern in den Beobachtungen erblickt werden, die Hartmann in seiner Arbeit über polyenergide Kerne liefert. Hartmann, der auch analoge Beobachtungen anderer Autoren (Schaudinn, Siedlecki, Jollos, Prowazek, Zuelzer, Brandt, Häcker, Borgert) verwertet, beschreibt bei Protozoen den Austritt von „Chromosomen-Einzelknäueln“ durch die „Poren der Kernmembran“ der polyenergiden Kerne und ihre Umbildung zu Kernen mit je einem entsprechenden Centriol. Diese Vorgänge fallen indeß in eine andere Kategorie: innerhalb des großen Riesenkerns, Polykaryon, vollzieht sich durch eine primitive Mitose eine Reihe von Teilungen der „Einzelknäuel“ und diese gehen dann in das Endoplasma über; hier bilden sie sich zu Chromidialnestern und sodann zu gleichartigen Chromatinbläschen, Sekundärkernen um, der große Kern fließt einfach auseinander und löst sich in die Sekundärkerne auf. Es handelt sich also „einfach um das Freiwerden aller resp. einzelner vorgebildeter totipotenter Sekundärkerne aus dem polyenergiden Primärkern (Polykaryon)“.

Der Unterschied zwischen Hartmann's Beschreibung und den von mir beobachteten Vorgängen ist zufällig schon in Hartmann's Aufsatz selbst präzisiert. Der Verfasser weist nämlich darauf hin daß es unstatthaft sei, seine Beobachtungen mit der von Häcker an ätherisierten Copepodeneiern beschriebenen Umwandlung der Chromosomen zu Chromosomenbläschen zu homologisieren (ebenso

würde sich diese Warnung auf die nachher von Schiller beschriebenen Formen beziehen) — und eine derartige Zelle mit mehreren Chromosomenbläschen „deshalb für polyenergid zu halten. Denn es liegt weder entwickelungsgeschichtlich noch experimentell (entwickelungsphysiologisch) der geringste Anhaltspunkt vor, diese Chromosomenbläschen der ätherisierten Copepodeneier für echte Kerne anzusehen". Ich möchte nur anstatt „echte" sagen: vollwertige Kerne.

Ebensowenig lassen sich diese Vorgänge mit den Veränderungen, welche an den Kernen bei Protozoen beobachtet werden können, vergleichen; man ginge meiner Ansicht nach entschieden zu weit, wenn man hierin eine Analogie mit der bei einigen Protozoen beobachteten Auflösung der Kerne in Chromidien erblicken wollte.

2.

Die aus je einer Vierergruppe entstandenen Kernbläschen fordern in Anbetracht anderer Bilder, die ich in meinen Versuchen erhielt, zu manchem Vergleich heraus.

In die Bildung eines jeden von den 12 Kernbläschen ist je eine Chromosomenvierergruppe, also 4 Chromosomen eingegangen. Vergleichen wir damit den reifen Eikern, so wissen wir, daß er aus 12 nach der Ausstoßung der beiden Richtungskörper im Ei verbliebenen Chromosomen aufgebaut wird; was also den Chromosomengehalt anbetrifft, kämen drei Kernbläschen in den von mir beschriebenen Bildern auf einen Eikern.

Ich gebe in Fig. 16 (Taf. I) das Bild des reifen Eikerns, der sich nach Ausstoßung der beiden Richtungskörper gebildet hat. Vergleichen wir damit die Kerne, wie sie die Fig. 2, 3, 4 enthalten, so sehen wir, daß sie bezüglich ihrer Größe weit hinter dem Eikern zurückstehen; ob tatsächlich drei solche Kerne einem Eikern an Volumen gleichkommen, läßt sich auch durch genaue Messung nicht feststellen, da die Kerne nicht immer die gleiche Größe aufweisen, was wahrscheinlich mit der Zeitdauer ihrer Ausbildung aus den ins Plasma geratenen Chromosomenvierergruppen im Zusammenhang stehen mag. Dafür spricht der Umstand, daß, je größer die Kerne sind, auch der Überrest des Kernkörperchens, das allmählich aufgelöst wird, umso kleiner erscheint (vergl. Fig. 2 und 4), anderseits ist es möglich, daß die Kernbläschen beim längeren Verweilen im Plasma „übermäßig" aufquellen (Fig. 4). Es können also

nur approximativ die Kerngrößen verglichen werden. Immerhin ist aber auf Grund zahlreicher diesbezüglicher Vergleiche eine Proportionalität der Größe der Kerne zu der in ihre Bildung eingegangenen Chromosomenzahl deutlich ausgesprochen. Vrgl. hierzu auch die obigen Ausführungen zu Fig. 14, in der ich die kleineren Kerne aus gelockerten Chromosomenvierergruppen, die in Doppelelemente oder einwertige Chromosomen zerfallen sind, herleiten zu müssen glaubte.

Ich habe anderseits in meinen früheren Arbeiten darüber berichtet, daß, wenn man auf die Eier von Mactra ein stärkeres Gemisch von KCl-Meerwasserlösung einwirken läßt, die Ausstoßung der Richtungskörper unterbleibt, daß sich die erste Richtungsspindel ausbildet, jedoch nicht gegen die Eioberfläche emporrückt, sondern in der Eimitte verbleibt, daß sodann weiterhin entweder zwei gesonderte Spindeln oder eine gemeinsame vierpolige mitotische Figur entsteht, die zur Bildung von vier Kernen führt, deren jeder dem Eikern an Chromosomenzahl entspricht und auch an Volum gleich kommt. Es können aber die Kerne auch geringe Unterschiede untereinander aufweisen, da bei der vierpoligen Mitose, wie gewöhnlich bei pluripolaren Mitosen, die Chromosomen nicht immer in ganz gleicher Zahl nach den vier Polen befördert werden (vergl. Fig. 17, Taf. II). (Daß die in die Richtungskörper übergegangenen Chromosomen nicht Kerne von der gleichen Größe wie der Eikern liefern, ist auf die Kleinheit des Protoplasmaleibes, der dem Kern zugehört und unter dessen Einwirkung er steht, zurückzuführen). Diese vier „Eikerne“ verschmelzen gewöhnlich entweder teilweise oder auch vollkommen miteinander (vergl. Fig. 18—21, Taf. II), so daß ein einziges großes, entweder lappiges, oder bisweilen sogar vollkommen einheitlich rundes, kugeliges Synkaryon entsteht. Ein solches Synkaryon entspricht, wie gesagt, vier Eikernen, es entspricht aber auch, was die in dasselbe übergegangenen Chromosomen betrifft, den zwölf Kernbläschen, die wir in unseren Bildern fanden, zusammengenommen.

Diesen aus der Verschmelzung von vier „Eikernen“ entstandenen großen Synkaryonten habe ich spezielle Aufmerksamkeit zugewandt und hierbei ist es mir vor allem aufgefallen, daß sie trotz ihrer Größe niemals der Größe des Keimbläschens des unreifen Eies gleichkamen (vergl. die Fig. 20, 21 mit Fig. 11, 12, 13). Und doch dürfte man dies erwarten in Anbetracht des Umstandes

daß in ihre Bildung sämtliche vorhin in dem Keimbläschen enthaltenen Chromosomen eingegangen sind. Dies berechtigt zu dem Schluß, daß in dem Keimbläschen während der Wachstumsperiode des Eies Substanzen produziert und aufgespeichert werden, welche nach Auflösung des Keimbläschens sich mit dem Protoplasma vermengen, bei der Bildung der neu sich rekonstruierenden Kerne aber nicht sofort sämtlich zu ihrem Aufbau verwendet werden, sondern gewissermaßen Reservestoffe bilden, welche einstweilen dem Protoplasma des Eies latent einverleibt bleiben und das fertige Rohmaterial für die schnelle Heranbildung der nächsten Generationen der Tochterkerne bei den rapid aufeinander folgenden Mitosen während der ersten Furchungsperiode bilden.

Es sei hier nur auf die interessanten Ergebnisse der Arbeiten von Godlewski und Masing hingewiesen. Godlewski hat in seinen am Ei der Echinodermen ausgeführten Arbeiten festgestellt, daß in der ersten Furchungsperiode (bis 64 Zellen) durch die Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz, welche in geometrischer Progression von Stadium zu Stadium zunimmt, fast die ganze im Blastulastadium vorhandene Menge der Kernmasse schon ausgebildet wird. Während der Kernteilungen der zweiten Furchungsperiode (nach 64 Zellen) wird die in der ersten Furchungsperiode ausgebildete Kernsubstanz als Ganzes auf eine sukzessive, von Stadium zu Stadium anwachsende Zahl von Kernen verteilt, wobei sich die Kernsubstanz an Chromatin bereichert.

Das Verhältnis zwischen der gesamten Plasma- und Kernsubstanzmasse wird in den Eiern während der ersten Furchungsperiode der Norm genähert, das Verhältnis zwischen der gesamten Chromatin- und der gesamten Plasmamasse des ganzen embryonalen Organismus wird erst am Ende der Furchung im Blastulastadium fixiert.

Die chemisch bestbekannte Substanz des Kerns bildet die Nukleinsäure, es wäre demnach zu erwarten, daß bei der während der Furchung erfolgenden so enormen Kernvermehrung auch eine starke Vermehrung der Nukleinsäure erfolgt, und aus der genaueren chemischen Analyse der anderen Zellbestandteile wäre es zu ermitteln, auf Kosten welcher Substanzen die Synthese der Nukleinsäure erfolgt. Masing hat diesbezügliche Untersuchungen ausgeführt, unbefruchtete und befruchtete Eier, sodann Blastulastadien von *Arbacia pustulosa* quantativ chemisch analysiert und ist zu dem je-

denfalls überraschenden und zu weitgehenderen Schlüssen berechtigenden Resultat gelangt, daß die enorme Vermehrung der gesamten Kernmasse und der Chromatinmenge während der Furchung nicht von einem merklichen Zuwachs von Nuklein begleitet wird, dessen Menge vielmehr schon im unbefruchteten oder frisch befruchteten Ei eine sehr große ist. Masing zieht daraus den meiner Meinung nach zwingenden Schluß, daß der ganze Vorrat an Nukleinsäure, der zur Ausbildung der Kerne während der Furchung notwendig ist, bereits im Ei vorgebildet enthalten ist, und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach im Protoplasma des Eies. Für das reife Ei ist die Lokalisation dieses Vorrats an Nukleinsäure im Protoplasma gewiß eine berechtigte; wenn wir aber auch das unreife Ei und vor allem das im Wachstum begriffene Ei in Betracht ziehen, so dürfte, glaube ich, die Vermutung berechtigt sein, daß die Produktion der Nukleinsäure an den Kern gebunden ist, daß die durch chemische Umwandlungsprozesse entstehende Nukleinsäure in dem zu dem kolossalen „Keimbläschen" anwachsenden Kern des unreifen Eies aufgespeichert wird und daß es sich bei der Auflösung des Keimbläschens zu Beginn der ersten Richtungsmitose mit dem Protoplasma vermischt, um dann allmählich für die möglichst schnelle Heranbildung der organisierten Kerne einer Reihe von Furchungszellen verwendet zu werden. Diese Momente dürften auch bei der Diskussion des Problems der Lokalisation der bei der Vererbung wirksamen Substanz in Betracht zu ziehen sein.

Was aber das Anwachsen des Keimbläschens während der Wachstumsperiode des Eies betrifft, so wird durch die Ansammlung gewisser Stoffe im Kern, der zu dem großen Keimbläschen anwächst, die Kernplasmaspannung, welche im Ei infolge der kolossalen Zunahme des Zellleibes eintreten müßte, entweder vollkommen oder wenigstens bis zu einem gewissen Grade ausgeglichen. (Vergl. hierzu auch die Ausführungen von Lams, auch Bonnevie). In Anbetracht des Austritts gewisser Stoffe aus dem bei Beginn der ersten Reifungsteilung aufgelösten Keimbläschen in das umgebende Plasma und der dadurch geänderten chemischen Konstitution des Eizellleibes erscheint vielleicht anderseits die nach vollzogenen Reifungsteilungen aufs höchste gesteigerte Kernplasmaspannung (kleiner Eikern in dem kolossalen Eizellleib) weniger auffällig.

Die Tatsache, daß bei der Auflösung des Keimbläschens sein Inhalt mit dem Protoplasma vermischt, schließt jedoch kein

wegs aus, daß auch vorher schon, vor Auflösung des Keimbläschens, aus demselben neben anderen Stoffwechselprodukten, die zur Dotterbildung, Deutoplasmakörnern, Pigmentkörnern verwendet werden, die für die nächsten Generationen der Kerne vorsorglich ausgebildeten Produkte in das Protoplasma übergehen. Daß ein reger Austausch von Substanzen zwischen dem Keimbläschen und dem umgebenden Protoplasma stattfindet, läßt sich morphologisch ganz deutlich an dem Ei von *Mactra* feststellen.

Daß abgesehen von diesen sich morphologisch kennzeichnenden Stoffen, auch andere in gelöster und morphologisch nicht erkennbarer Form vom Keimbläschen dem Protoplasma abgegeben werden, ist mehr als wahrscheinlich.

Für besonders dotterreiche, große Eier ist ein besonderes Studium notwendig, inwiefern sich die Verhältnisse während der Wachstumsperiode mit dem Gesetz der Kernplasmarelation in Einklang bringen lassen; der während der Wachstumsperiode stattfindende Stoffaustausch zwischen dem Keimbläschen und dem Protoplasma dürfte hier gleichfalls vor allem in Betracht kommen.

3.

Die Bilder des Austritts von morphologisch differenzierten Substanzstoffen aus dem Keimbläschen bei *Mactra* erinnern an eine Reihe von Beobachtungen an den Keimbläschen verschiedener Tiere, wie sie früher schon von van Bambeke u. a., in neuerer Zeit von Goldschmidt, Popoff, Buchner, Jörgensen, Moroff u. v. a. geschildert wurden. Die Autoren nehmen ein „Hindurchdiffundieren“ von chromatischen Partikeln durch die Kernmembran oder eine Sekretion von seiten der Kernmembran oder aber kleine Risse, kleine Löcher in der Kernmembran an, durch welche die chromatischen Partikeln austreten.

Was die Gestalt der Gebilde betrifft, so sind die Bilder in den Beschreibungen verschiedener Autoren sehr verschieden; einmal handelt es sich um Kugeln, Schollen, Brocken, größere oder kleinere Körner, ein andermal um Stränge, Schleifen, Ringe, die durch stellenweise Verdickungen den Chromosomenvierergruppen auffallend ähnlich aussehen können.

Einige Autoren (Moroff, Popoff) machen darauf aufmerksam, daß bei einigen Tieren diese Chromatinabgabe seitens des Kerns ins Plasma während des ganzen Eiwachstums vor sich

geht, während sie bei anderen nur in gewissen Wachstumsstadien (dem s. g. Bukettstadium) in ausgesprochener und dadurch deutlich wahrnehmbarer Form auftritt, wodurch es leichter wird, das Auswandern von größeren, morphologisch bestimmten Gebilden festzustellen.

Auf diese an der Oberfläche des Kerns quasi ausgeschwitzte chromatische Partikeln führt eine Anzahl von Autoren den s. g. Dotterkern zurück; eingehender werden die Beobachtungen vor allem in den Arbeiten von Lubosch, Goldschmidt, Schaxel, Popoff, Buchner, Jörgensen, Moroff, Günther besprochen, die vielfachen anderen Deutungen des Dotterkerns finden sich vor allem in der Arbeit von H. von Voss, der von außen aufgenommene und nicht vom Kern ausgeschiedene Substanzen sich an der Bildung dieses Organs beteiligen läßt.

Die Frage des Austritts von Chromatinpartikeln aus dem Kern in das Protoplasma hat bekanntlich durch die Arbeiten von R. Hertwig und Schaudinn über die „Chromidien" der Protozoen eine erhöhte Bedeutung gewonnen, und eine Reihe von früheren Beobachtungen über Strukturverhältnisse der Zellen wurde von neuen Gesichtspunkten aus einer neuen Bearbeitung oder Besprechung und Deutung unterzogen. Dabei machte sich vielfach die Tendenz geltend, die als Chromidien, Chromidialapparat, Mitochondrien, Chondromiten, Chondrokonten, Chondrosomen, Kinetochromidien, Idiozom, Idiozomrest, Pseudochromosomen, Chromatoplasten, Centrophormien, Polarringe, Archiplasmaschleifen, Zentralkapseln, Nebenkern, Dotterkern (yolk-nucleus, noyeau vitellin, corps vitellin, vésicule de Balbiani), Plastosomen und unter anderen Namen in Geschlechtszellen, in Muskelzellen, in Epithelzellen, in sezernierenden Drüsenzellen, in embryonalen Zellen, ja sogar die als Golgi-Koppsch'scher Apparat, als Holmgren'sche Saftkanälchen, Trophospongien in Drüsenzellen und Ganglienzellen beschriebenen Gebilde von einem einheitlichen Gesichtspunkte aufzufassen, während eine Reihe von Autoren eine Homologisierung dieser verschiedenen Gebilde und ihre Identifikation mit extranukleärem Chromatin entschieden ablehnt.

Ich kann hier unmöglich die ganze Frage der Chromidien und ähnlicher Bildungen, welche in der Literatur eine so große Rolle spielen und über deren morphologische und physiologische Bedeutung die Ansichten erst in Klärung begriffen sind, genauer

erörtern und die einzelnen Ansichten genauer behandeln; ich verweise auf die Arbeiten von Benda, Goldschmidt, Meves, Duesberg, Wassilieff, Giglio-Tos, Popoff, Romieu, Renaut, Champy, Regaud u. a. einerseits, auf die Arbeiten von Vejdovský, Dobell, Weigl, Schaxel anderseits.

Vor allem möchte ich aber auf die Arbeiten von Růžička (1906), Prenant (1910) und Maziarski (1910) hinweisen; Růžička und Prenant geben eine erschöpfende Zusammenstellung der Literatur über Chromidien, Mitochondrien, Sekretionserscheinungen des Kerns u. s. w., Prenant bespricht ihr Verhältnis zu seinem „protoplasma supérieur“ (dem Ergastoplasma Bouin's, dem Archoplasma Boveri's); Maziarski erörtert in seiner ausgezeichneten Arbeit die Frage der Chromidien, Mitochondrien u. s. w. im Anschluß an die Sekretionserscheinungen des Kerns, welche sich in dem Austritt morphologisch wahrnehmbarer Bestandteile äußern und für welche er in den Epithelzellen des Darms von Isopoden ein ausgezeichnetes Material gefunden hat. Er gelangt zu dem Schluß: „Le noyau joue un rôle important dans l'élaboration du sécret produit dans le protoplasme cellulaire. Le noyau fournit le matériel pour cette sécrétion par l'élimination de nucléine (chromatine) dans le cytoplasme“. In diesen Arbeiten haben auch andere Beobachtungen und Auffassungen eine erschöpfende Würdigung erfahren.

Bei der Beobachtung der Keimbläschen verschiedener Eier von *Mactra* gewahrt man, daß eine Reihe von Tatsachen dafür sprechen, daß innerhalb des Keimbläschens ausgiebige Sekretionsvorgänge stattfinden. Dafür spricht zunächst die große Vakuole, welche sich neben dem Kernkörperchen befindet und der das Kernkörperchen bisweilen wie eine Kappe aufsitzt; aber auch neben den Chromosomengruppen sieht man öfters größere helle, homogene Stellen, wie Vakuolen, und da die Umrisse dieser Vakuolen sich bisweilen sehr deutlich vom übrigen feinkörnig-faserigen Liningerüst des Kerns abheben, so bieten die Chromosomen samt den Vakuolen bisweilen ein Bild, als ob innerhalb des Keimbläschens fertige kleine Kernbläschen enthalten wären, in denen das Chromatin an einer Stelle speziell sich angehäuft hätte.

Sodann läßt sich für das Ei von *Mactra*, wie ich oben schon genauer ausgeführt habe, auf Grund der angetroffenen Bilder feststellen, daß ein Stoffaustausch zwischen dem Kern und dem Proto-

plasma stattfindet, — ich vermeide es, von Chromatinemission, von extranukleärem Chromatin zu sprechen — aber daß geformte Bestandteile aus dem Keimbläschen in das Protoplasma übergehen, darf ich mit Sicherheit behaupten. Und gerade der Durchtritt dieser Ausscheidungsprodukte durch die infolge der Einwirkung der KCl-Meerwasserlösung geschwächte Kernmembran bildete, glaube ich, den Ausgangspunkt für die von mir beobachteten Veränderungen des Keimbläschens, indem die Kernmembran hierbei an einer Stelle zerrissen wurde, der Inhalt des Keimbläschens sich mit dem Protoplasma vermischte und indem unter Auflösung der Kernmembran aus den Chromosomengruppen eine entsprechende Zahl von Kernen sich bildete.

Diese Entstehungsweise mußte ich für die von mir beobachteten Eier mit einer größeren Zahl von Kernbläschen annehmen, und zwar nicht nur aus dem Grunde, weil ich Bilder angetroffen habe, die ich als Vorstadien der Ausbildung dieser Kerne aus der Auflösung des Keimbläschens auffassen mußte, sondern auch weil ich eine andere Entstehungsweise nicht annehmen konnte. Es könnte nämlich nur noch an die Möglichkeit der Umbildung einer mitotischen Figur, sei es der Reifungsspindel oder der Furchungsspindel gedacht werden, wobei nur noch zu beachten wäre, daß eventuell anstatt einer zweipoligen Spindel, eine einpolige Mitose, ein Monaster in Betracht kommen könnte. Abgesehen davon, daß ich keine Bilder angetroffen habe, die ich als Umbildung einer mitotischen Figur, als Übergangsbilder zu den Kernbläschen auffassen könnte, ließ indessen hauptsächlich ein Umstand diese Genese ausschließen, nämlich der, daß ich im Plasma des Zellleibes neben den bläschenförmigen Kernen stets das Kernkörperchen erhalten fand.

Die Eier von *Mactra* enthalten einen großen Nukleolus (eventuell auch mehrere kleinere). Der Nukleolus gelangt bei der Ausbildung der ersten Richtungsspindel nach Auflösung der Kernmembran ins Plasma; wir haben also bei *Mactra* einen Metanukleolus im Sinne Häcker's, der bekanntlich mit diesem Namen Nukleolen bezeichnet, die bei Beginn der Mitose in den Prophasen, solange die Kernmembran noch erhalten ist, nicht schwinden, sondern nach Auflösung der Kernmembran ins Plasma geraten, wo sie allmählich aufgelöst werden. In befruchteten oder parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern wird dieser Metanukleolus schon während der ersten Richtungsmitose spurlos resorbiert.

Sein Fortbestand in den von uns angetroffenen Bildern war nicht nur für die Deutung der Herkunft der Bilder entscheidend, er bildet eine auffallende Erscheinung, welche auf den Zusammenhang zwischen den Vorgängen bei der Mitose und zwischen dem Schwund des Kernkörperchens einige Schlüsse gestattet.

Es drängt sich nämlich vor allem die Vermutung auf, daß die Ausbildung der achromatischen Spindel auf den Schwund des Kernkörperchens von Einfluß sein muß. Diese Tatsache läßt sich zwar nicht direkt für die Annahme verwerten, daß das Kernkörperchen geradezu als Material zur Bildung der Spindel und der Strahlenfigur herangezogen wird (vergl. die Ansichten Strasburger's u. a. über den genetischen Zusammenhang der Nukleolen mit der Ausbildung der Spindelfasern und Verbindungsfäden); aber eine Abhängigkeit der beiden Tatsachen, Schwund des Kernkörperchens bei ausgebildeter Spindel, Fortbestand desselben bei Auflösung des Keimbläschens ohne Beteiligung einer achromatischen Figur, ist augenfällig. Es ist möglich, daß erst durch die Ausbildung der Spindel das Protoplasma befähigt wird, eine rasche Auflösung des Kernkörperchens herbeizuführen.

Bezüglich der Literatur beschränkte ich mich auf einige Angaben, die Titel der weiteren Arbeiten, auf die ich mich berufe, sind in den hier angeführten Arbeiten enthalten:

Van Bambeke: Contribution à l'histoire de la constitution de l'oeuf. II. Élimination d'éléments nucléaires dans l'oeuf ovarien de *Scorpaena scrofa*. Archives de biologie, T. XIII — 1895.

Bonnet: L'ergastoplasma chez les végétaux. Anat. Anzeiger, Bd. 39, 1911.

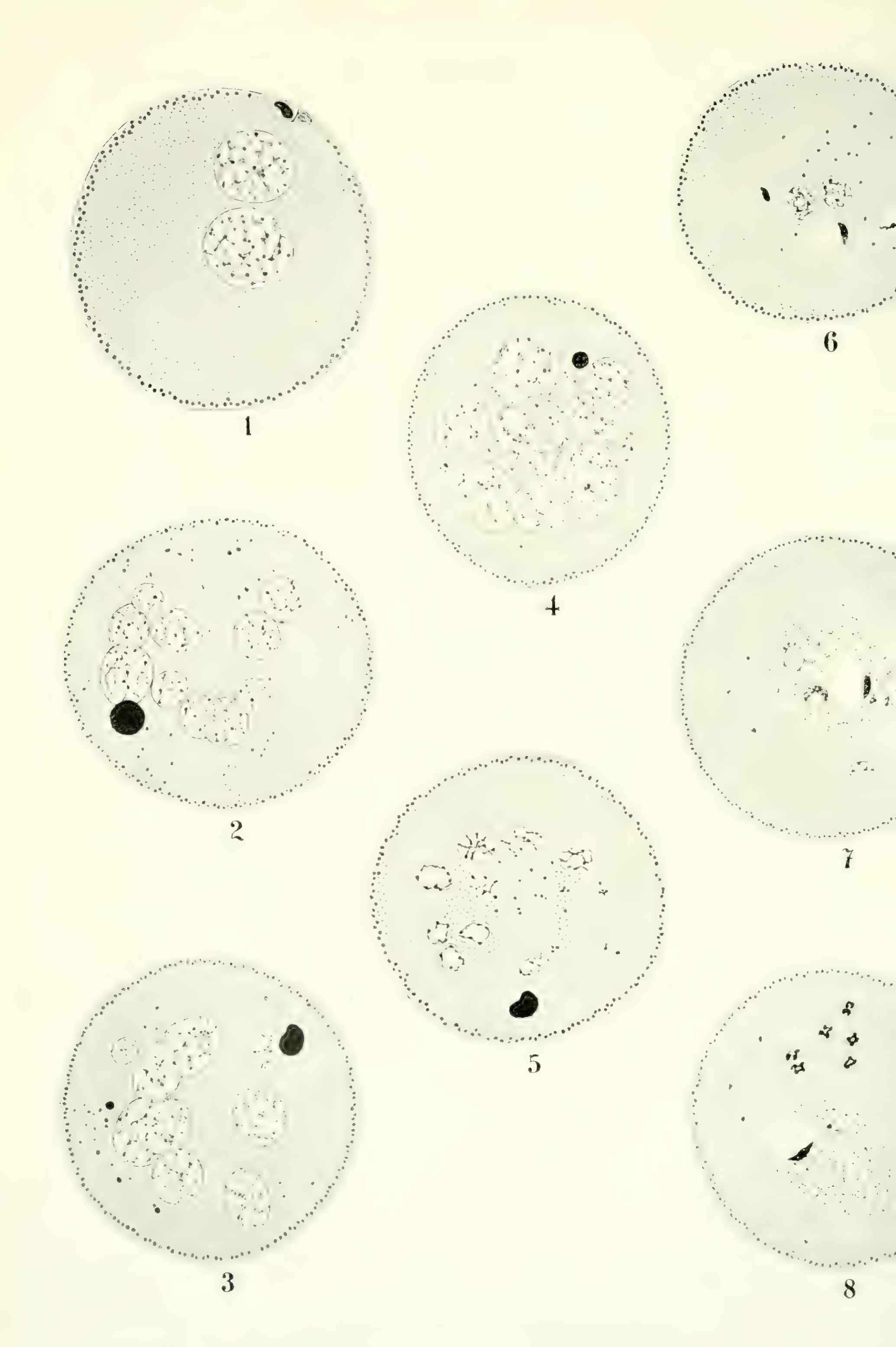
K. Bonnevie: Untersuchungen über Keimzellen. Jen. Zeitschrift für Naturw., Bd. 42, 1907.

— Chromosomenstudien. Archiv für Zellforschung, Bd. 1 (1908), 2 (1908) und 6 (1910).

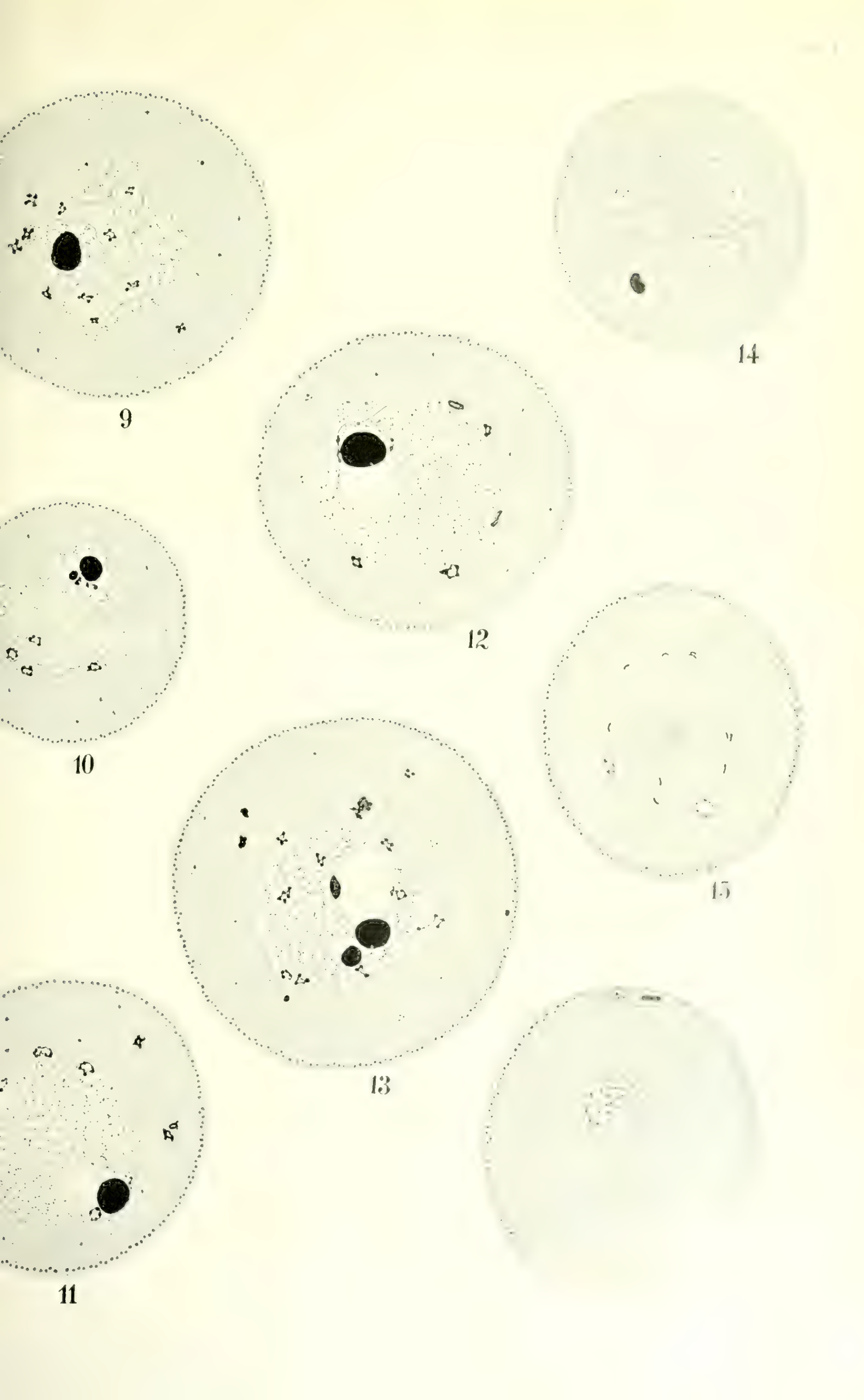
Buchner: Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. Archiv für Zellforschung, Bd. 5, 1910.

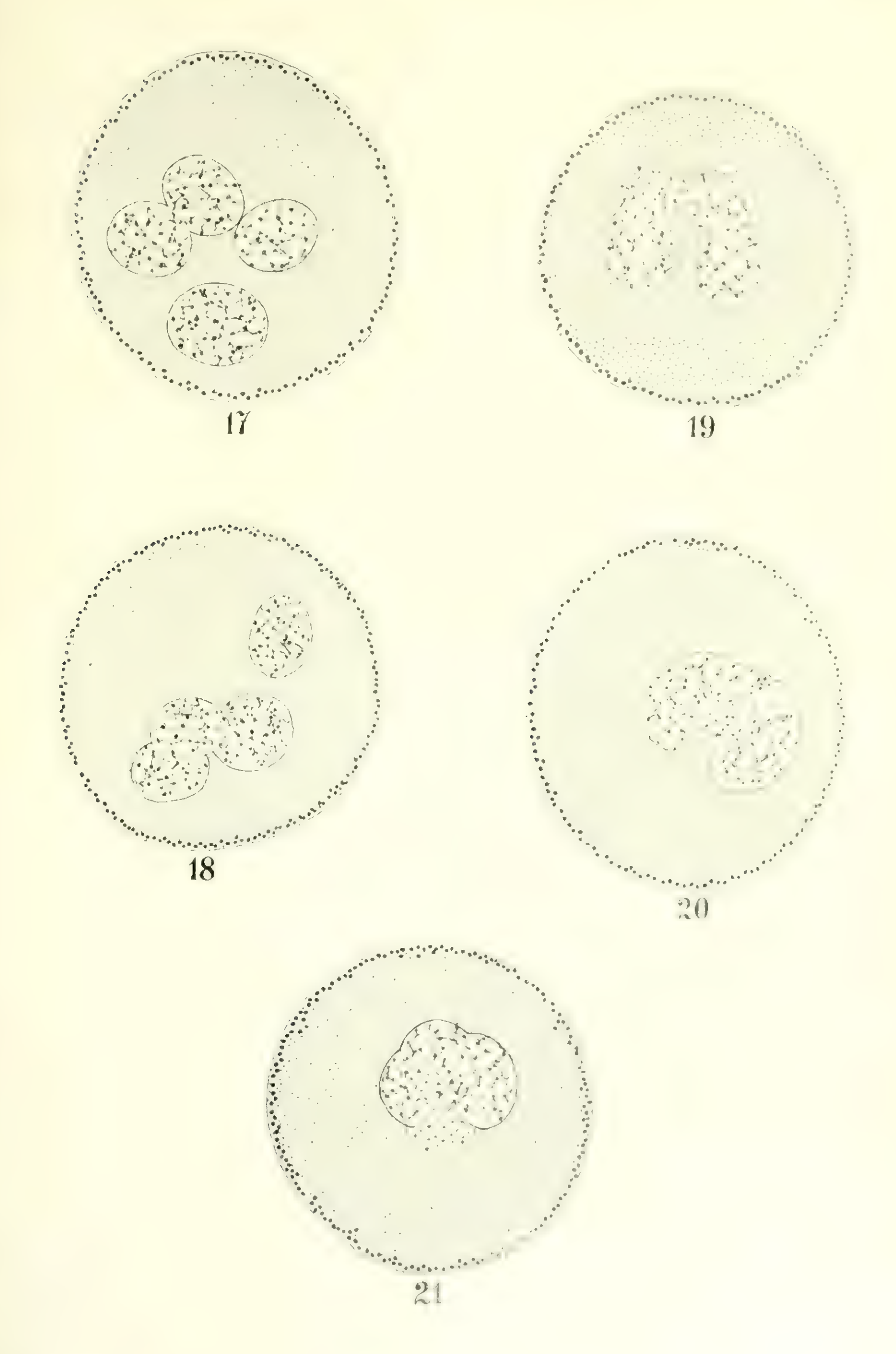
— Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese. Festschrift für Richard Hertwig, Bd. I, 1910.

P. Buchner: Die Reifung des Seesterneis bei experimenteller Parthenogenese. Archiv für Zellforschung, 6. Bd., 1911.



K. Kostanecki.


9
10
11
12
13
14
15



K. Kostanecki.

Duesberg: Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. Archiv für Zellforschung, Bd. VI, 1910.

H. Erhard: Studien über Trophospongien. Festschrift für Richard Hertwig, Bd. I, 1910.

Godlewski: Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen, 26, 1908.

— Studien über die Entwicklungserregung. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. XXXIII, 1911.

Goldschmidt: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zoolog. Jahrbücher, Abt. für Anatomie und Ontogenie, Bd. 21, 1904.

— und Popoff: Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Archiv für Protistenkunde, Bd. 8, 1907.

— Das Skelett der Muskelzelle von *Ascaris* nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Archiv für Zellforschung, Bd. 4, 1909.

Th. Günthert: Die Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrbücher. Abt. für Anatomie und Ontogenie, XXX, 1910.

Hartmann: Polyenergide Kerne. Biologisches Zentrallblatt, Bd. 29, 1909.

M. Heidenhain: Plasma und Zelle. Bardeleben's Handbuch der Anatomie des Menschen, 1907 und 1911.

Herbst: Vererbungsstudien. VI. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. XXVII, 1909.

R. Hertwig: Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Festschrift für Häckel. Jena 1904.

— Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsber. d. Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. 1909.

— Die Protozoen und Zelltheorie. Archiv für Protistenkunde, Bd. 1.

M. Jörgensen: Untersuchungen über die Eibildung bei *Nephelis vulgaris*. Archiv für Zellforschung, Bd. 2, 1909.

— Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). Archiv für Zellforschung, Bd. 4, 1910.

— Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeis von *Proteus anguineus*. Festschrift für Richard Hertwig, Bd. I, 1910.

Konopacki: Über den Einfluß hypertonischer Lösungen auf befruchtete Echinideneier. Archiv für Zellforschung, Bd. 7, 1911.

Kostanecki: Über parthenogenetische Entwickelung der Eier von *Mactra* mit vorausgegangener und unterbliebener Ausstoßung der Richtungskörper. Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 78, 1911.

Lams: Recherches sur l'oeuf *d'Arion empiricorum*. Mémoires. Classe des sciences. Académie royale de Belgique. Mars 1910.

W. Lubosch: Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rol[illegible] der Nukleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. E[illegible] der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, XI. Bd., 1902.

Masing: Über das Verhalten der Nukleinsäure bei der Furchung des See[illegible] Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie, 67, 1910

Matscheck: Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Archiv für Zellforschung, Bd. 5, 1910.

Maziarski: Sur les changements morphologiques de la structure nucléaire dans les cellules glandulaires. Archiv für Zellforschung, Bd. 4, 1910.

Moroff: Oogenetische Studien. Archiv für Zellforschung, Bd. 2, 1909.

Němec: Das Problem der Befruchtungsvorgänge and andere cytologische Fragen, 1910.

A. Perroncito: Beiträge zur Biologie der Zelle (Mitochondrien, Chromidien, Golgisches Binnennetz in den Samenzellen). Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 77.

M. Popoff: Experimentelle Zellstudien. Archiv für Zellforschung, Bd. 1, 1908.

Popoff: Ein Beitrag zur Chromidialfrage. Festschrift für Richard Hertwig, Bd. I, 1910.

Prenant: Les mitochondries et l'ergastoplasme. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, T. XLVI, 1910.

Reuter: Merokinesis, ein neuer Kernteilungsmodus. Acta Societatis scientiarum Fennicae, T. XXXVII, 1909.

Marc Romieu: La spermiogénèse chez l'*Ascaris megalocephala*. Archiv für Zellforschung, Bd. VI, 1911.

Rubaschkin: Über die Veränderungen der Eier in den zugrunde gehenden Graafschen Follikeln. Anatomische Hefte, Bd. 32, 1906.

Vl. Růžička: Struktur und Plasma. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. XVI, 1906.

Schaxel: Die Oogenese von *Pelagia noctiluca* mit besonderer Berücksichtigung der Chromidien und Nucleolen. Zoolog. Anzeiger, Bd. XXXV, 1909/10.

— Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien. Ein Beitr. zur Frage der Chromidien bei Metazoen. Archiv für Zellforschung. Bd. 4, 1909.

— Die Eibildung der Meduse *Pelagia noctiluca* Pér. et Less. Untersuchungen über die morphologischen Beziehungen der Kernsubstanzen untereinander und zum Cytoplasma. Festschrift für Richard Hertwig, Bd. 1, 1910.

— Das Verhalten des Chromatins bei der Eibildung einiger Hydrozoen. Zool. Jahrb., Abt. für Anatomie und Ontogenie der Tiere, Bd. 31.

— Plasmastrukturen, Chondriosomen und Chromidien. Anat. Anz., Bd. 39, 1911.

— Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen. A. f. mikr. Anatomie, Bd. 76, 1911.

Schiller: Über künstliche Erzeugung „primitiver" Kernteilungsformen bei *Cyclops*. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. XXVII. 1909.

Siedlecki: O znaczeniu karyosomu. Rozpr. Wydziału matem. przyr. Akademii Umiejętności. Tom 44. B. 1904.

— Über die Bedeutung des Karyosoms. Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie. Cl. d. sc. math. et nat. 1905.

Vejdovský: Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag 1907.

H. v. Voss: Beiträge zur Kenntnis der Eireifung bei den Acanthocephalen. Archiv für Zellforschung, Bd. 5, 1910.

Wagner: Über die Herkunft des Eipigments der Amphibien. Zoologischer Anzeiger, Bd. 35, 1909/10.

Waldeyer: Die Geschlechtszellen. Handb. d. vergl. und experimentellen Entw. d. Wirbeltiere. 1903.

Weigl R. Studya nad aparatem Golgi-Kopscha i trofospongiami Holmgrena w komórkach nerwowych kręgowców. Archiwum Naukowe. Wydawnictwo Towarzystwa dla popierania nauki polskiej. Lwów. Dział II Tom 1, 1910.

Nowy typ szparek oddechowych w rodzinie Saxifragaceae. — Ein neuer Typus der Spaltöffnungen bei den Saxifragaceen.

Mémoire

de M. **BOLESŁAW HRYNIEWIECKI**,

présenté par M. W. Rothert m. c. dans la séance du 5 Février 1912.

(Planches III—VI).

Wenn man die Spaltöffnungen vom phylogenetischen Standpunkt betrachtet, wie es in letzter Zeit Dr. O. Porsch[1]) getan hat, kann man in dieser Beziehung einige gut gesonderte Typen, welche für verschiedene Gruppen des Pflanzenreiches charakteristisch sind, unterscheiden, wie: den „Gymnospermentypus“, „Muscineentypus“ und bei den Monokotyledonen den „Gramineen“-, „Commelinaceen“- und „Eriocaulaceentypus“. Bei den Dikotylen kann man einstweilen noch keinen einzigen solchen Typus nennen, der für eine größere Gruppe, ein Genus oder eine Familie charakteristisch wäre. Man findet nur vereinzelte Hinweise auf gewisse Eigentümlichkeiten des Baues bei einzelnen Gattungen[2]).

Man versuchte Spaltöffnungstypen z. B. je nach der Lage der benachbarten Epidermiszellen zu den Schließzellen zu unterscheiden und sprach dann von einem Rubiaceen-, Cruciferentypus u. s. w. Weitere Untersuchungen zeigten jedoch, daß man bei einigen Arten auf ein und demselben Schnitt zwei verschiedene Typen finden kann. Wir sehen also, daß die Einteilung der Spaltöffnungen nach ihrer Verteilung in einer Ebene sehr wenig Interessantes bietet. Das Studium der Spaltöffnungen im Querschnitt gibt dagegen genauere Aufschlüsse über den Bau der Schließzellen. Solche

[1]) Dr. O. Porsch. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.

[2]) H. Solereder. Systematische Anatomie der Dikotylen. Ergänzungsband. Stuttgart 1908, S. 324.

Studien haben gezeigt, wie weit sich die Form der Spaltöffnungen biologischen Bedingungen anpaßt durch entsprechende Veränderungen der Form des Vor- und Hinterhofes und der Zentralspalte. Sehr interessant ist in dieser Beziehung der „Schwimmblatttypus“ [1], welcher bei Pflanzen, die zu verschiedenen systematischen Gruppen gehören, vorkommt.

Hoffentlich wird uns ein genaueres Studium der Spaltöffnungen auf Querschnitten zeigen, daß auch bei den Dikotyledonen für größere Gruppen charakteristische Typen vorhanden sind. Dr. O. Porsch [2]) sagt: „Ich bin fest überzeugt, daß außer diesen (dem Gramineen-, Commelinaceen- und Eriocaulaceen-Typus) eine große Anzahl anderer Typen vorliegt, deren Kenntnis einem vergleichenden Studium ihres feineren Baues vorbehalten bleibt. Der einzige methodisch einwandfreie Weg hier ist ein genaueres Studium des feineren histologischen Baues des Apparates, gestützt auf ein möglichst reichhaltiges, verwandtschaftlich zusammengehöriges Material unter Berücksichtigung aller übrigen, uns jeweilig vorliegenden systematischen, phylogenetisch-morphologischen Erkenntnisse“.

Als ich mich mit der Anatomie einer mandschurischen Art: *Rodgersia tabularis* (Hemsley) [3]) Kom., welche im Botanischen Garten in Dorpat gedeiht, beschäftigte, beachtete ich auch die Spaltöffnungen, welche sich ihrem Bau nach von dem allgemeinen Typus der Dikotyledonen stark unterscheiden. Auf einem Querschnitt durch die Schließzellen fallen vor allem zwei längliche, an den Enden schmäler werdende Vorsprünge auf, die den Eingang in den Vorhof verschließen; diese Vorsprünge erinnern an Querschnitte durch Spaltöffnungsapparate vom Schwimmblatttypus. Der Unterschied besteht darin, daß beim letzteren Typus hier ein Hohlraum folgt, während bei *Rodgersia* ein großer trichterförmiger Vorhof entsteht; die Zentralspalte und der Hinterhof verschwinden vollständig; die Spaltöffnung wird durch zwei hintere Kutikularleisten geschlossen (Taf. III, Fig. 1).

Um festzustellen, inwiefern der neue Spaltöffnungstypus ein Resultat des Anpassungsvermögens an gewisse biologische Verhältnisse bildet, untersuchte ich Blätter ähnlicher Pflanzen.

[1]) G. Haberlandt. Zur Kenntnis des Spaltöffungsapparates. — Flora [illegible]

[2]) A. a. O. S. 171.

[3]) V. Komarov. Flora Manshuriae. Vol. II. p. 2. — Acta Horti Petropolitani. T. XXII. S. 410.



Fig. 1. *Rodgersia tabularis* (Hemsley) Kom.

Rodgersia tabularis wächst in feuchten mandschurischen und nordkoreanischen Flußtälern; die Blätter sind schildförmig und ähneln ihrer Größe und Form nach am meisten den großen Blättern des *Rheum.* Darum untersuchte ich die Blätter des letzteren Genus. Querschnitte durch Blätter von *Rheum Emodi* Wall. und *Rheum palmatum* L. zeigten, daß die Spaltöffnungen hier ganz normal gebaut sind. Ein ähnliches Bild lieferten mir andere großblätterige Vertreter der europäischen und asiatischen Flora: *Lappa tomentosa* Lam., wie auch *Cochlearia Armoracia* L., *Heracleum pubescens* MB., *Polygonum sachalinense* F. Schmidt. Ferner untersuchte ich die großen Blätter von *Petasites;* diese Pflanze wächst an den Ufern der Gebirgsflüsse, also, wie mir scheint, unter ähnlichen Bedingungen wie *Rodgersia tabularis*, und zwar untersuchte ich Blätter von *Petasites niveus* Baumg. aus dem Botanischen Garten in Graz und Blätter von *Petasites officinalis* Moench aus der typischen Fundstelle in den Steirischen Alpen bei Graz (Hochlantsch). Es stellte sich nun heraus, daß die Spaltöffnungen auf der Unterseite des Blattes zum Schwimmblatttypus gehören und bei beiden untersuchten Arten fast gleich gebaut sind (Taf. III, Fig. 2). Ähnliche Spaltöffnungen fand ich auch bei *Ligularia clivorum* Max.

Diese Beispiele zeigen, wie es mir scheint, daß weder die Form und Größe des Blattes noch die Lebensbedingungen irgend welchen Einfluß auf die Form der Schließzellen besitzen. Da wir es hier allem Anschein nach mit einem phyletischen Merkmal zu tun haben, so untersuchte ich die Spaltöffnungen nahverwandter Genera und überhaupt diejenigen der Familie der Saxifragaceen.

Bei der Untersuchung der Blätter vieler Vertreter dieser Familie an lebendem und an Alkohol-Material fand ich, daß die Form der Spaltöffnungen sich durch Konservieren in Alkohol nicht verändert.

Ein Teil der Arbeit wurde im Juli 1909 unter der Leitung von Prof. G. Haberlandt in Graz. teils an aus Dorpat mitgebrachtem, teils an dem im dortigen Botanischen Garten gesammelten Material ausgeführt. Für die wertvollen Hinweise während meiner Arbeit bin ich Herrn Prof. Dr. G. Haberlandt zu innigem Dank verpflichtet[1]. In den folgenden Jahren setzte ich meine Untersu-

[1]) Ich danke auch Herrn Dr. v. Guttenberg für sein Interesse an meiner Arbeit während meines kurzen Aufenthalts in Graz.

chungen im Laboratorium des Botanischen Gartens der Universität Jurjew (Dorpat) fort, und zwar an frischem Material aus dem Garten, zum Teil auch an in Alkohol konserviertem Material aus verschiedenen Gärten Europas. Herzlich danke ich den Direktionen folgender Institutionen für das mir zur Verfügung gestellte Material: Kew Royal Botanic Gardens, des königl. Botanischen Gartens in Dahlem, des Botanischen Gartens bei der k. k. Universität in Wien, des Botanischen Gartens bei der Universität in Krakau, Jardin des Plantes in Paris [1]), des Botanisch-Pomologischen Gartens von Regel und Kesselring in St-Petersburg. Diese Untersuchungen haben gezeigt, daß der neue bei *Rodgersia tabularis* gefundene Spaltöffnungstypus innerhalb der Familie der Saxifragaceen ziemlich verbreitet ist. Nur bei einigen Vertretern ist der neue Typus sehr stark ausgebildet; andere dagegen haben Spaltöffnungen, die sich mehr dem normalen Typus nähern. Außerdem gibt es auch Übergangsformen vom normalen zum neuen Typus.

Übersicht der Spaltöffnungen bei Saxifragaceae [2]).

I. Saxifragoideae.

1. Saxifrageae.

a. Astilbinae.

Astilbe Hamilt.

Astilbe rivularis Hamilt. (Graz). Spaltöffnungen nur auf der Unterseite. Übergangstypus; sehr verlängerter Vorhof; Hinterhof kaum bemerkbar (Taf. III, Fig. 3).

Astilbe japonica (Morr. et Decne) Miq. (Graz). Unterseite. Der Spaltöffnungsapparat nähert sich mehr dem normalen Typus. Hinterhof ganz deutlich bemerkbar, aber viel kleiner als der Vorhof. (Taf. III, Fig. 4).

[1]) Für die gütige Zusendung des Alkohol-Materials aus Paris bin ich auch Herrn J. Palibin zu innigem Dank verpflichtet.

[2]) Systematische Anordnung nach A. Engler in A. Engler und K. Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien, III T., 2. Abt. a, S. 41 ff.

Abkürzungen: Botanischer Garten bei d. kais. Univ. Jurjew (Dorpat) = Dorpat; Botan. Garten bei d. Univ. Krakau = Krakau; Botan. Garten bei d. Univ. Graz = Graz; Botanisch. Garten bei d. Univ. Wien = Wien; Königl. Botanisch. Garten in Dahlem = Berlin; Jardin des Plantes à Paris = Paris; Kew Royal Gardens = Kew.

Astilbe grandis Stapf. (Kew). Unterseite. Übergangstypus, dem vorigen ähnlich.

Astilbe Thunbergii (Sieb. et Zucc.) Maxim. (Kew),

Astilbe chinensis Franch. et Ser. (Kew) und

Astilbe Davidi A. Henry (Dorpat von Regel und Kesselring): Unterseite. Neuer Typus der Spaltöffnungen.

Rodgersia Gray.

Rodgersia tabularis (Hemsley) Komarow (*Saxifraga tabularis* Hemsley in Forbes et H. I, 269; Engler in Nat. Pflanzenf. III, 2a, 61) (Dorpat). Unterseite. Der neue Typus mit stark verlängerten äußeren Kutikularleisten, mit trichterförmigem Porus, welcher von starken unteren Kutikularleisten geschlossen wird. Die Schließzellen erheben sich über das Niveau der Epidermiszellen (Taf. III, Fig. 1).

Rodgersia podophylla A. Gray (Graz, Dorpat). Unterseite. Derselbe Typus der Spaltöffnungen, die Leisten aber sind kleiner und der trichterförmige Porus nicht so stark erweitert wie bei der vorigen Art (Taf. III, Fig. 5).

Rodgersia aesculifolia Batalin (Dorpat) und

Rodgersia pinnata Franchet (Dorpat): Unterseite. Derselbe neue Typus der Spaltöffnungen, wie bei der vorigen Art.

b. Leptarrheninae.

Tanakaea Franch. et Savat.

Tanakaea radicans Franch. et Savat. (Kew). Unterseite. Spaltöffnungsapparat normal; die oberen Kutikularleisten viel stärker als die unteren (Taf. IV, Fig. 14).

c. Saxifraginae.

Bergenia Mönch.

Bergenia crassifolia (L.) Engl. (Graz, Dorpat). Spaltöffnungen der beiden Blattseiten gehören zu demselben Übergangstypus; Hinterhof sehr klein. Auf der unteren Seite sind die Spaltöffnungen etwas über das Niveau der Epidermiszellen emporgehoben. Die Nachbarzellen sind nach unten gedrückt und bilden eine Spalte vor der Atemhöhle. (Taf. III, Fig. 9: Unterseite, Fig. 10: Oberseite).

Bergenia cordifolia (Haw.) A. Br. (Dorpat). Derselbe Übergangstypus auf beiden Blattseiten.

Bergenia ligulata (Wall.) Engl. (Graz). Der neue Typus der Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten.

Boykinia Nutt.

Boykinia major A. Gray. (Kew). Der scharf ausgeprägte neue Typus der Spaltöffnungen. Unterseite.

Boykinia rotundifolia Parry (Dorpat). Der neue Typus auf beiden Blattseiten.

Saxifraga L.

Saxifraga Cymbalaria L. (Kaukasus, Dorpat). Spaltöffnungen normal.

Saxifraga rotundifolia L. (Steierische Alpen: Hochlantsch, Dorpat). Normal.

Saxifraga lasiophylla Schott. (Wien). Normal.

Saxifraga irrigua MB. (Wien). Normal.

Saxifraga carpathica Rchb. (Tatra). Normal.

Saxifraga cymosa W. K. (= *S. pedemontana* All.). (Wien). Normal.

Saxifraga Willkommiana Boiss. (= *S. exarata* Vill. var. *nervosa* Lap.). (Graz). Normal.

Saxifraga trifurcata Schrad. (Graz). Normal.

Saxifraga exarata Vill. (Graz). Normal.

Saxifraga hypnoides L. (Dorpat). Normal.

Saxifraga muscoides All. (Graz). Normal.

Saxifraga gibraltarica Boiss. et Reut. (Wien). Normal.

Saxifraga pennsylvanica L. (Graz). Auf der Oberseite Übergangstypus, wie bei *Bergenia;* auf der Unterseite der neue Typus der Spaltöffnungen (Taf. III, Fig. 6: Unterseite, Fig. 7: Oberseite).

Saxifraga Hirculus L. (Dorpat). Normal.

Saxifraga aizoides L. (Tatra: Strążyska-Tal). Normal.

Saxifraga Geum L. (Graz). Normal.

Saxifraga umbrosa L. (Graz). Normal.

Saxifraga Tazetta Hort. (= *S. cuneifolia* × *rotundifolia*). (Wien). Normal.

Saxifraga crustata Vest. (Graz). Normal.

Saxifraga Cotyledon L. (Graz). Normal.

Saxifraga Aizoon Jacq. (Tatra). Normal.

Saxifraga elatior MK. (= *S. Hostii* Tausch). (Graz). Normal.

Saxifraga altissima Kerner (Steierische Alpen: Hochlantsch). Normal. Bei dieser Art ist der doppelte Verschluß der Spalte wegen der nach unten gedrückten Nachbarzellen interessant (Taf. III, Fig. 8: Oberseite).

Saxifraga laevis MB. (Graz). Normal.

Saxifraga scardica Griseb. (Graz). Normal.

Saxifraga Rocheliana Sternb. (Graz). Normal.

Saxifraga oppositifolia L. (Wien). Normal.

Peltiphyllum Engl.

Peltiphyllum peltatum (Torr.) Engl. (Graz). Der neue Typus auf beiden Blattseiten; auf der unteren Seite sehr breiter, trichterförmiger Porus (Taf. III, Fig. 11: Oberseite, Fig. 12: Unterseite).

Zahlbrucknera Rchb.

Zahlbrucknera paradoxa (Sternb.) Reichb. (Graz). Normal. Eine gute Abbildung der Spaltöffnung hat Schwaighofer [1]) gegeben.

Tiarella L.

Tiarella polyphylla Don. (Kew).

Tiarella unifoliata Hook. (Kew) und

Tiarella cordifolia L. (Graz) (Taf. IV, Fig. 19: Unterseite). Unterseite. Der neue Typus.

Heuchera L.

Heuchera americana L. (Graz). Der neue Typus auf beiden Blattseiten (Taf. III, Fig. 13: Oberseite; Taf. IV, Fig. 15: Unterseite).

Heuchera villosa Michx. (Graz). Der neue Typus (Taf. IV, Fig. 17: Unterseite).

Heuchera micrantha Dougl. (Berlin). Der neue Typus

[1]) Schwaighofer K. F. Ist *Zahlbrucknera* als eigene Gattung beizubehalten oder wieder mit *Saxifraga* zu vereinigen? — Sitzungsberichte d. Math.-Natur. Kl. d. kais. Akademie d. Wiss. Wien. CXVII, Abt. I, 1908. S. 25—52. Taf. I, Fi

Heuchera pilosissima Fisch. et Mey. (Kew). Der neue Typus. Die Spaltöffnungen auf Blattunterseite sind stark emporgehoben.

Heuchera pubescens Pursh (Wien) und

Heuchera hispida Pursh (Kew): Scharf ausgeprägter neuer Typus.

Heuchera sanguinea Engelm. (Graz). Der neue Typus (Taf. IV, Fig. 16: Oberseite).

Tolmiea Torr. et Gray.

Tolmiea Menziesii (Hook.) Torr. Gray. (Graz). Unterseite. Der neue Typus (Taf. IV, Fig. 20).

Tellima R. Br.

Tellima parviflora (Nutt.) Hook. (Kew). Unterseite. Der neue Typus.

Tellima grandiflora (Pursh) R. Br. (Graz). Unterseite. Der neue Typus (Taf. V, Fig. 32).

Mitella Tourn.

Mitella diphylla L. (Graz). Unterseite. Der neue Typus. (Taf. IV, Fig. 21).

Mitella nuda L. (Kew). Unterseite. Der neue Typus.

Mitella pentandra Hook. (Graz). Der neue Typus auf beiden Blattseiten (Taf. IV, Fig. 22: Unterseite, Fig. 23: Oberseite).

Chrysosplenium L.

Chrysosplenium alternifolium L. (Graz).

Chrysosplenium oppositifolium L. (Steirische Alpen: Hochlantsch). Der Spaltöffnungsapparat normal, der Vorhof ein wenig länger als der Hinterhof (Taf. IV, Fig. 24: *Chr. oppositifolium,* Fig. 25: *Chr. alternifolium*).

d. Parnassieae.

Parnassia L.

Parnassia palustris L. (Graz). Unterseite. Spaltöffnungen normal; innere Kutikularleisten viel kleiner als die äußeren. (Taf. V. Fig. 33).

Parnassia caroliniana Michx. (Kew) und

Parnassia asarifolia Vent. (Kew): Normal.

II. Francoideae.

Francoa sonchifolia Cav. (Graz). Unterseite. Der neue Typus. (Taf. IV, Fig. 18).

Francoa appendiculata Cav. (Kew). Unterseite. Der neue Typus.

III. Hydrangeoideae.

Philadelpheae.

Carpenteria Torr.

Carpenteria californica Torr. (Kew). Unterseite. Der neue Typus. Spaltöffnungen sehr stark emporgehoben, mit verbreitertem Eingang (Taf. VI, Fig. 51).

Philadelphus L.

Philadelphus mexicanus Schlechtd. (Wien). Unterseite. Der neue Typus.

Philadelphus Lewisii Pursh (Kew),

Philadelphus Gordonianus Lindl. (Kew),

Philadelphus Satsumi Sieb. (Kew) und

Philadelphus coronarius L. (Graz, Dorpat) (Taf. VI, Fig. 47): Unterseite. Der neue Typus.

Philadelphus tomentosus Wall. (Berlin),

Philadelphus floribundus Schrad. (Wien) und

Philadelphus latifolius Schrad. (Wien): Unterseite. Der neue Typus.

Philadelphus microphyllus Gray. (Wien). Unterseite. Normaler Typus (Taf. VI, Fig. 48).

Jamesia Torr. et Gray.

Jamesia americana Torr. et Gr. (Paris, Kew). Unterseite. Der Spaltöffnungsapparat nähert sich dem normalen Typus. Eingang in den Vorhof (Eisodialöffnung) stark erweitert, äußere Kutikularleisten sehr klein, die inneren fehlen ganz, Schließzellen etwas emporgehoben (Taf. VI, Fig. 52).

Fendlera Engelm. et Gray.

Fendlera rupicola Engelm. et Gr. (Kew). Unterseite. [illegible] Typus. Der Vorhof viel breiter als der Hinterhof; innere Ku[illegible]

larleisten klein. Die Blattfläche ist mit eigentümlichen, geweihartig verzweigten Haaren bedeckt (Taf. V, Fig. 34).

Deutzia Thunb.

Deutzia gracilis S. et Z. (Berlin). Unterseite. Normaler Typus. Die Spaltöffnungen sind etwas eingesenkt (Taf. IV, Fig. 26).

Deutzia parviflora Bge. (Wien). Unterseite und

Deutzia Setchuenensis Franch. (Kew). Unterseite (Taf. IV, Fig. 27): Übergangstypus, dem normalen nahe stehend.

Deutzia Sieboldiana Max. (Berlin),

Deutzia scabra Thunbg. (Kew) und

Deutzia crenata Sieb. und Zucc. (Wien): Unterseite. Neuer Typus.

Deutzia corymbosa R. Br. (Kew). Unterseite. Sehr scharf ausgeprägter neuer Typus. Die inneren Kutikularleisten, welche die Spalten schließen, etwas nach oben gekrümmt (Taf. IV, Fig. 28, 29).

Hydrangeeae.

Hydrangea L.

Hydrangea Bretschneideri Dipp. (Kew),

Hydrangea petiolaris S. et Z. (Kew),

Hydrangea opuloides Steud. (Wien),

Hydrangea vestita Wall. (Kew),

Hydrangea radiata Walt. (Berlin),

Hydrangea altissima Wall. (Kew),

Hydrangea Hortensia DC. (Graz) (Taf. V, Fig. 36),

Hydrangea heteromala D. Don. (Graz) (Taf. V, Fig. 38) und

Hydrangea arborescens L. (Graz) (Taf. V, Fig. 39): Unterseite. Normaler Typus, innere Anhangsleisten fehlen fast immer.

Hydrangea paniculata Sieb. (Graz). Unterseite. Der Übergangstypus. Hinterhof kaum merkbar (Taf. V, Fig. 40).

Hydrangea quercifolia Bartram (Graz). Neuer Typus, schwach ausgeprägt (Taf. V, Fig. 37).

Schizophragma Sieb. et Zucc.

Schizophragma hydrangeoides Sieb. et Zucc. (Wien) und

Schizophragma integrifolia Oliver (Kew) (Taf. V, Fig. 35): Unterseite. Normaler Typus mit erweitertem Vorhof.

Decumaria L.

Decumaria barbara L. (Kew). Unterseite. Neuer Typus (Taf. V, Fig. 41).

IV. Escallonioideae.

Brexia Thouars.

Brexia madagascariensis Thouars (Dorpat, Warmhaus). Unterseite; sehr scharf ausgeprägter neuer Typus; die breiten inneren Kutikularleisten nach oben gekrümmt (Taf. V, Fig. 43).

Itea L.

Itea ilicifolia Oliver (Kew) und
Itea virginica L. (Graz) (Taf. V, Fig. 42): Unterseite. Normaler Typus.

Escallonia L. fil.

Escallonia rubra (Ruiz et Pav.) Pers. (Kew),
Escallonia virgata (Ruiz et Pav.) Pers. (Berlin),
Escallonia viscosa Forbes (Kew) (Taf. IV, Fig. 31),
Escallonia revoluta (Ruiz et Pav.) Pers. (Berlin),
Escallonia floribunda H. B. K. (Berlin) und
Escallonia illinita Presl. (Kew): Unterseite. Normaler Typus.

V. Ribesioideae.

Ribes [1] L.

Alle von mir untersuchten Arten dieser Gattung sind mit dem Spaltöffnungsapparat von neuem Typus versehen. Es wurden folgende Arten der Bearbeitung unterzogen:

Subg. *Ribesia* Janczewski.
Ribes manshuricum Komarow β. *subglabrum* Kom. (Krakau).
Ribes Warszewiczii Janczewski (Krakau).
Ribes rubrum L. γ. *glabellum* Trautv. et Mey. (Krakau).

[1]) Systematische Anordnung nach E. de Janczewski, Monographie des Groseillers, *Ribes* L. — Genève 1907.

R. petraeum Wulf. δ. *atropurpureum* (C. A. M.) Jancz. (Krakau).
R. himalayense Decaisne γ. *urceolatum* Jancz. (Krakau).
Subg. *Coreosma* Janczewski.
Ribes glutinosum Benth. (Krakau).
Ribes sanguineum Pursh (Krakau).
Ribes inebrians Lind. (Krakau).
Ribes cereum Dougl. (Krakau).
Ribes viburnifolium A. Gray. (Krakau).
Ribes nigrum L. (Graz, Krakau). (Taf. V, Fig. 45).
Subg. *Grossularia* A. Richard.
Ribes Menziesii Pursh (Krakau).
Ribes amictum Greene α. *cruentum* (Greene) Jancz. (Krakau).
Ribes Grossularia L. α. *vulgare* (Spach). (Krakau).
Subg. *Parilla* Janczewski.
Ribes Gayanum Spach (Krakau).
Subg. *Berisia* Spach.
Ribes Giraldii Janczewski (Krakau).
Ribes orientale Desf. β. *resinosum* (hort.) (Krakau).
Ribes alpinum L. (Graz, Krakau) (Taf. V, Fig. 44).
Ribes glaciale Wall. (Krakau).

Aus diesen Untersuchungen kann man schließen, daß der neue Spaltöffnungstypus, welcher bei *Rodgersia tabularis* und *Brexia madagascariensis* so stark ausgeprägt ist, in der ganzen Familie *Saxifragaceae* nicht allgemein verbreitet ist, obwohl er bei vielen ihrer Vertreter vorkommt. Sehr viele Vertreter des neuen Typus finden wir unter den *Saxifraginae (Boykinia, Peltiphyllum, Tiarella, Heuchera, Tolmiea, Tellima, Mitella);* die Genera *Saxifraga* (außer der Sektion *Boraphila)* und *Chrysosplenium* haben ganz normale Spaltöffnungen, *Bergenia* neben dem neuen Typus solche vom Übergangstypus. Unter den *Escallonioideae* haben die Genera *Escallonia* und *Itea* einen normal gebauten Spaltöffnungsapparat, während das sehr nahe verwandte Genus *Brexia* nach dem neuen Typus gebaute Spaltöffnungen besitzt. Sogar innerhalb eines Genus finden wir große Unterschiede, wie zum Beispiel im Genus *Deutzia,* wo wir Spaltöffnungen aller Typen begegnen. Während bei *Philadelphus coronarius* und anderen Arten Spaltöffnungen vom neuen Typus vorhanden sind, besitzt *Philadelphus microphyllus* ganz normale. Fast

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.
DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

TABLE DES MATIÈRES.

Février 1912.

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (*A*) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, a Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (*B*) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série *A*... 8 K; Série *B*... 10 K.

Les livraisons du «*Bulletin International*» se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie «Spółka Wydawnicza Polska» Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 1 K 60 h.

Nº 3 *B*. MARS 1912.

BULLETIN INTERNATIONAL DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER DER AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1912

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR

S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR: *Vacat.*

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,

b) Classe d'Histoire et de Philosophie,

c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Académie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński**,
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

30 kwietnia 1912.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1912. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

alle von mir untersuchten *Hydrangea*-Arten haben normale Spaltöffnungen, nur *Hydrangea quercifolia* besitzt Spaltöffnungen vom neuen Typus.

Klimatische Verhältnisse des Standortes verändern nicht wesentlich den Spaltöffnungstypus; ich konnte mich in vielen Fällen überzeugen, daß ein und dieselbe Art, welche unter so verschiedenen klimatischen Bedingungen, wie in Graz, Kew, Berlin, Dorpat gezogen wurde, dennoch den allgemeinen Bautypus der Spaltöffnungen nicht veränderte.

Der oben beschriebene Spaltöffnungstypus ist neu und in der botanischen Literatur nicht berücksichtigt worden. Er wird nirgends erwähnt, weder von Solereder[1]) und Engler[2]), noch in Spezialarbeiten über die Anatomie der *Saxifragaceen*, wie z. B. von Thouvenin[3]), Leist[4]), Holle[5]) und Rosendahl[6]). Wenn auch in allen diesen Arbeiten die Besonderheiten des anatomischen Baues der Saxifragaceen berücksichtigt werden, so finden die Spaltöffnungen wenig Beachtung, und wenn sie einmal erwähnt werden, so beschränkt man sich darauf, ihre Verteilung auf der Blattoberfläche zu untersuchen, ohne den feineren anatomischen Bau zu berücksichtigen. Die Abbildungen bei einigen Autoren zeigen uns, daß die Spaltöffnungen vom neuen Typus ihrer Aufmerksamkeit nicht entgangen sind, da aber dieser Typus bei den von ihnen untersuchten Pflanzen noch nicht genügend ausgeprägt ist, so wurde er wenig beachtet. In der Arbeit von Thouvenin (a. a. O. Taf. 9, Fig 8) ist eine Spaltöffnung des Stengels von *Astilbe rivularis* abgebildet, deren Bau dem oben beschriebenen sehr nahe kommt. Auf Taf. 16, Fig. 6 ist ganz richtig der Spaltöffnungsapparat bei *Carpenteria californica* wiedergegeben, leider ist die Zeichnung zu klein gehal-

[1]) H. Solereder. Systematische Anatomie der Dikotylen. Stuttgart 1899 Ergänzb. 1908.

[2]) A. Engler. *Saxifragaceae*. — Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. III, 2 a, S. 41 ff.

[3]) M. Thouvenin. Recherches sur la structure des *Saxifragacées*. — Ann. d. Sc. Natur. VII Sér., T. 12, Paris 1890.

[4]) Leist. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Saxifrageen*. — Bot. Zentrbl. XLIII. 1890.

[5]) Holle. Beiträge zur Anatomie der *Saxifragaceen* und deren system. Verwertung. — Bot. Zentrbl. LIII. 1893.

[6]) Rosendahl. Die nordamerikanischen *Saxifraginae* und ihre Verwandtschafts-Verhältnisse. — Engler's Bot. Jahrbücher. Bd. 37. 1906.

ten, so daß man den neuen Typus nicht deutlich genug erkennen kann. In der Arbeit von Kudelka[1]) ist eine ganze Reihe von Spaltöffnungsquerschnitten bei *Ribes* abgebildet (Taf. III, Fig. 10; Taf. IV, Fig. 28, 29, 35; Taf. V, Fig. 40, 47). Einige von diesen (Fig. 10, 29), besonders aber Fig. 47 zeigen ganz klar den Bau der Spaltöffnungen des neuen Typus. Der Verfasser schenkte ihm keine weitere Beachtung.

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß der bei *Rodgersia tabularis* sehr gut ausgebildete neue Typus nicht vereinzelt in dieser Familie dasteht, sondern, daß er auch bei anderen ihrer Vertreter vorkommt und daß eine ganze Reihe verschiedener Übergangsformen vom normalen zum neuen Typus vorhanden ist.

Um mich zu überzeugen, wie sehr dieser neue Typus verbreitet ist, habe ich verschiedene Vertreter der mit den Saxifragaceen nahe verwandten Familien untersucht.

Spaltöffnungsapparat bei anderen Rosales.

Es wurden folgende Pflanzenarten anatomisch untersucht:

Crassulaceae.

Sedum maximum Suter (Graz),

Sedum Aizoon L. (Berlin) und

Sempervivum globiferum L. (Berlin): Spaltöffnungsapparat normal auf beiden Blattseiten.

Cunoniaceae.

Cunonia capensis L. (Berlin). Unterseite. Neuer Typus. (Taf. V, Fig. 46).

Weinmania sylvicola Cav. (Kew). Unterseite. Neuer Typus. (Taf. VI, Fig. 55).

[1]) W. Kudelka. Anatomia porównawcza organów odżywczych porzeczek (*Ribes*). — Rozpr. Wydz. Matem.-Przyrod. Akad. Um. Kraków. T. VII B. 1907. S. 51—134. M. drei Tafeln.

W. Kudelka. Vergleichende Anatomie der vegetativen Organe der Johannisbeerengewächse (*Ribes*). — Bulletin Intern. de l'Acad. d. Sc. d. Cracovie. 1907. Nr. 1. S. 24—40.

Pittosporaceae.

Pittosporum eugenioides Cunn. (Berlin) und

Pittosporum tenuifolium Gärtn. (Berlin): Unterseite. Normaler Typus.

Hamamelidaceae.

Liquidambar orientalis Mill. (Kew). Unterseite. Normaler Typus; Hinterhof etwas niedriger als der Vorhof.

Distylium racemosum Sieb. et Zucc. (Kew),

Parrotia Jacquemontiana Decn. (Kew) und

Corylopsis spicata Sieb. et Zucc. (Berlin): Unterseite. Normaler Typus.

Sycopsis sinensis Oliver (Kew). Unterseite. Vorhof trichterförmig verbreitert, Hinterhof viel kleiner.

Hamamelis japonica Sieb. et Zucc. (Kew) und

Trichocladus crinitus Pers. (Berlin): Unterseite. Normal.

Bruniaceae.

Berzelia lanuginosa (L.) Brongn. (Berlin). Die *Erica*-ähnlichen Blätter haben stark xerophile Struktur. Der Spaltöffnungsapparat mit stark erweitertem Vorhof, langer, schmaler Spalte und mit zweitem Verschluß durch die nach unten gedrückten Nebenzellen. (Taf. IV, Fig. 30).

Platanaceae.

Platanus orientalis L. (Berlin). Unterseite. Bei alten Blättern ist der Spaltöffnungsapparat dem *Rodgersia*-Typus ähnlich, aber nicht so scharf ausgeprägt (Taf. VI. Fig. 49).

Rosaceae.

Aruncus silvestris Kostel. (Graz und Steirische Alpen: Hochlantsch). Unterseite. Spaltöffnungsapparat ganz normal. Es war interessant, diese Pflanze mit *Astilbe* zu vergleichen, da der Habitus beider Pflanzen ähnlich ist. Die Spaltöffnungen unterscheiden sich aber wesentlich (Taf. VI, Fig. 53).

Der neue Typus der Spaltöffnungen wurde also außer ... xifragaceen nur noch bei zwei Familien gefunden, nämlich ...

noniaceae (Cunonia capensis und *Weinmania sylvicola)* und bei *Platanaceae (Platanus orientalis).*

Die Entstehung der Spaltöffnungen des neuen Typus.

Um zu verfolgen, wie die Spaltöffnungen des neuen Typus entstehen, habe ich junge Blätter zweier Vertreter der Saxifragaceen. bei denen dieser Typus sehr gut ausgebildet ist, nämlich *Rodgersia tabularis* und *Brexia madagascariensis* untersucht. *Rodgersia tabularis* besitzt eine interessante Eigentümlichkeit, ähnlich der von Borodin[1]) bei *Chrysosplenium* festgestellten, man findet nämlich auf ein und demselben Stückchen des Blattes Spaltöffnungen in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien. Zusammen mit vollständig entwickelten, breit geöffneten Spaltöffnungen findet man kaum erst angelegte. An ein und demselben Epidermisfragmente eines jungen Blattes kann man alle Stadien beobachten, angefangen von den noch ungeteilten Mutterzellen bis zu vollständig ausgebildeten Spaltöffnungen (Taf. VI, Fig. 50, 54). Darum können wir auf Querschnitten durch ein junges Blatt von *Rodgersia tabularis* verschiedene Entwicklungsstadien der Spaltöffnungen erhalten, wie man das auf beigehefteten Abbildungen sieht. Auf Taf. VI, Fig. 56 sehen wir nur eine Zelle, aus der die Spaltöffnung entsteht; Figur 57 zeigt uns die Teilung dieser Zelle in zwei Schließzellen, Fig. 58 eine fertige junge Spaltöffnung, die sich noch stark von den Spaltöffnungen alter Blätter unterscheidet. Sie erhebt sich sehr wenig über die Oberfläche des Blattes und steht dem normalen Typus näher, obgleich die starke Entwicklung des Vorhofes schon darauf hindeutet, daß die Spaltöffnung sich in der Richtung des neuen Typus verändern wird, wie man dieses in den Abbildungen Fig. 59, 60, 61 und 62 (Taf. VI) verfolgen kann.

Bei der Spaltöffnung Fig. 62 ist der neue Typus schon stark ausgeprägt, obgleich sie einem jungen Blatt angehört. Wenn wir also die Spaltöffnungen auf jungen Blättern von *Rodgersia tabularis* betrachten, finden wir eine ganze Reihe verschiedener Übergangstypen, von denen ein jeder eine gewisse Analogie bildet zu dem,

[1]) I. Borodin. Zur Anatomie der Blätter von *Chrysosplenium* (russisch). Arbeiten der Naturforsch.-Ges. zu St-Petersburg. Bd. XIV. 1883.

was wir bei verschiedenen Vertretern der Familie der *Saxifragaceae* gesehen haben, wo wir eine ganze Reihe verschiedener Übergangsformen vom normalen zum neuen Typus fanden.

Ähnlich entwickeln sich die Spaltöffnungen auf jungen Blättern von *Brexia madagascariensis.* In Fig. 63 (Taf. VI) sehen wir eine Spaltöffnung vom normalen Typus mit gleich großem vorderem und hinterem Hof und einer Zentralspalte. Es fallen die stark entwickelten Vorsprünge des oberen und des unteren Teils der Spaltöffnung ins Auge. Die Abbildungen 64 und 65 (Tafel VI) zeigen uns, wie sich allmählich der mittlere Spalt erweitert und einen geschlossenen Hohlraum bildet, welcher aus der Verschmelzung beider Höfe entstanden ist. Endlich zeigt Fig. 66 (Taf. VI) eine vollständig ausgebildete Spaltöffnung vom neuen Typus mit den charakteristischen, fest aneinander schließenden unteren Kutikularleisten, welche den Eingang in die Atemhöhle verschließen. Die Spaltöffnung selbst unterscheidet sich nicht mehr von der eines alten Blattes; letzteres hat nur mächtige Kutikularschichten, welche die äußere, verdickte Epidermiswand bilden und zugleich Kutikularverdickungen im oberen Teil der Seitenwände zur Folge haben; das junge Blatt dagegen hat nur schwach verdickte äußere Epidermiswände.

Die biologische Bedeutung des neuen Spaltöffnungstypus bleibt uns unbekannt. In der Tat gehören einige Vertreter der Saxifragaceen, bei denen man solche Spaltöffnungen gefunden hat, zu demselben biologischen Typus, wie zum Beispiel *Rodgersia, Astilbe, Peltiphyllum, Tiarella, Heuchera, Tolmiea, Tellima* und *Mitella* alles mehrjährige Pflanzen mit breiten, grundständigen Blättern, Bewohner feuchter, schattiger Gegenden der gemäßigten Zone. Das Vorhandensein solcher Spaltöffnungen bei Sträuchern, wie *Ribes* und *Philadelphus*, zeigt uns aber, daß wir es hier mit einem phyletischen Merkmal zu tun haben, d. h. mit einem Anpassungsmerkmal nicht der heutigen Vertreter der Saxifragaceen, sondern ihrer entfernten Vorfahren.

Obgleich nicht alle Vertreter der obengenannten Familie Spaltöffnungen des neuen Typus besitzen, so können wir dennoch in dieser Familie die Tendenz, die Spaltöffnungen in einer Richtung zu verändern, beobachten; wenn wir die allmähliche Entwicklung der Spaltöffnungen bei einem Vertreter, zum Beispiel bei *Rodgersia tabularis*, beobachten, finden wir verschiedene Stadien, welche verschiedenen Typen in der Familie der Saxifragaceen ähneln.

Sehr charakteristisch ist das Vorhandensein ähnlicher Spaltöffnungen der Blätter bei zwei in biologischer Beziehung so weit abstehenden Arten wie *Rodgersia tabularis* und *Brexia madagascariensis.* Erstere Pflanze besitzt breite Blätter mit sehr dünner Blattfläche, sehr dünnen Epidermiswandungen, schwach entwickelter Kutikula, einer Schicht Palissadenzellen, ungewöhnlich stark entwickeltem Schwammgewebe und mächtigen Interzellularräumen. Die untere Hälfte des Blattes hat daher eine sehr lockere Struktur. Die Spaltöffnungen erheben sich über die Oberfläche des Blattes. Bei der tropischen Art *Brexia madagascariensis* ist das Blatt lederartig, ungewöhnlich dick und dicht mit einem stark entwickelten Palissadengewebe, mit kleinen Interzellularräumen im Schwammgewebe, dicken äußeren Epidermiswandungen und ungewöhnlich kräftiger Kutikula. Trotzdem das erstere Blatt einen mehr hydrophilen, das zweite dagegen mehr xerophilen Bau hat, gehören die Spaltöffnungen zu naheverwandten Typen.

In den meisten Fällen steht der neue Typus der Spaltöffnungen im innigen Zusammenhang mit der Erhebung derselben über die Oberfläche des Blattes. Die *Deutzia*-Arten zum Beispiel haben Spaltöffnungen vom neuen Typus und wir finden sie bei *Deutzia corymbosa* in sehr stark ausgeprägter Form. Bei all diesen Arten erheben sich die Spaltöffnungen stark über die Oberfläche des Blattes. Bei *Deutzia gracilis* begegnen wir normalen Spaltöffnungen, bemerken aber zugleich, daß sich diese in kleinen Vertiefungen der Blattoberfläche befinden. *Deutzia parviflora* hat auf ein und demselben Blatt Spaltöffnungen vom neuen Typus, die sich stark über die Oberfläche erheben, daneben auch Spaltöffnungen, die dem normalen Typus sehr nahe stehen und in Vertiefungen liegen.

Beim Genus *Hydrangea* sind die Spaltöffnungen gewöhnlich normal und liegen in gleicher Ebene mit der Epidermis des Blattes. *Hydrangea quercifolia* dagegen hat Spaltöffnungen, die zum neuen Typus gehören und sich über die Oberfläche des Blattes stark erheben. Auch *Hydrangea paniculata* hat Spaltöffnungen, die dem neuen Typus sehr nahe stehen und sich stark erheben. Es sind aber auch Ausnahmen vorhanden, zum Beispiel: *Hydrangea heteromala,* bei der die Spaltöffnungen sich stark erheben, obwohl sie zum normalen Typus gehören. *Philadelphus coronarius* hat neue und erhöhte Spaltöffnungen; die Spaltöffnungen von *Philadelphus microphyllus* sind normal und liegen in gleicher Ebene mit der

Epidermis. Überhaupt liegen die normalen Spaltöffnungen bei den Saxifragaceen gewöhnlich in gleicher Ebene mit der Blattoberfläche. Auch hier gibt es Ausnahmen, z. B. *Decumaria barbara*, bei der sich die Spaltöffnungen des neuen Typus in einer Ebene mit der Blattoberfläche befinden. Dasselbe sehen wir in der Familie der Cunonïaceen (bei *Cunonia capensis* und *Weinmania sylvicola*).

Wir finden also das Vorhandensein des neuen Spaltöffnungstypus nicht immer vereinigt mit der Erhebung der Schließzellen über die Blattoberfläche.

Bei den Vertretern anderer Familien finden wir keinen ähnlichen Typus, obgleich die Spaltöffnungen höher liegen als die Oberfläche des Blattes. Das von mir untersuchte *Rheum Emodi* hat auf

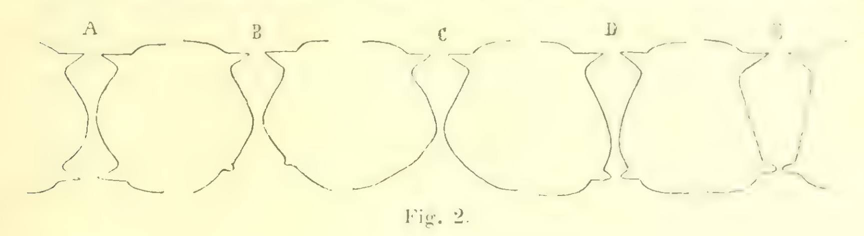


Fig. 2.

der unteren Seite Spaltöffnungen, die sich über die Oberfläche erheben, auf der oberen liegen sie tiefer als die Blattoberfläche, sind aber dennoch in beiden Fällen normal gebaut.

Sehr interessant sind unter den Saxifragaceen z. B. *Heuchera* oder *Peltiphyllum*-Arten. Sie besitzen ähnlich gebaute Spaltöffnungen auf der oberen und der unteren Seite des Blattes. Wenn wir es hier mit einem biologischen Anpassungsmerkmal zu tun hätten, so wäre wohl auf beiden Seiten ein verschiedener Typus zu erwarten.

Die Entstehung des neuen Spaltöffnungstypus kann man sich auf zweierlei Weise erklären: 1) Man kann sich vorstellen, daß die Hinterhofleisten immer kleiner wurden und endlich ganz verschwunden sind. Es blieb also nur der stark verbreiterte, von mächtigen Kutikularleisten überdeckte Vorhof übrig, sowie die von zwei Leisten begrenzte Zentralspalte. Fig. 2 Schema *A*, *B*, *C*. 2) Man kann sich aber auch vorstellen, daß die herabrück[illegible] Zentralspalte immer breiter wurde und schließlich ganz v[illegible] ging, so daß sich der Vorhof mit dem Hinterhof zu einem ei[illegible] gen trichterförmigen Hohlraum vereinigte. Fig. 2 Schema *A*, *D*, *E*.

Diese zweite Entstehungsart der Spaltöffnungen halte ich für wahrscheinlicher. Wir finden nämlich unter den Saxifragaceen einige interessante Übergangstypen, die für diese Auffassung sprechen. So haben z. B. einige *Astilbe*-Arten einen sehr kleinen, kaum bemerkbaren Hinterhof (*Astilbe rivularis, japonica, grandis*). Derselbe Spaltöffnungstypus mit einem kleinen Hinterhof wiederholt sich bei den *Bergenia*-Arten (*Bergenia crassifolia, cordifolia*) auf der oberen und der unteren Fläche des Blattes.

Was nun die Verbreitung des neuen Spaltöffnungstypus anbetrifft, so ist bis jetzt nur sicher bekannt, daß er in der Familie der Saxifragaceen häufig vorkommt. Außerdem wurde er beobachtet nur bei den Cunoniaceen, die den Saxifragaceen sehr nahe stehen, und innerhalb der Familie der Platanaceen, welche wahrscheinlich in der Reihe *Rosales* die älteste ist. Weitere Untersuchungen werden vielleicht feststellen, inwiefern dieser Typus auch bei anderen Familien der Dikotylen vorkommt.

Jurjew (Dorpat). Botanischer Garten.

Erklärung der Tafeln III—VI.

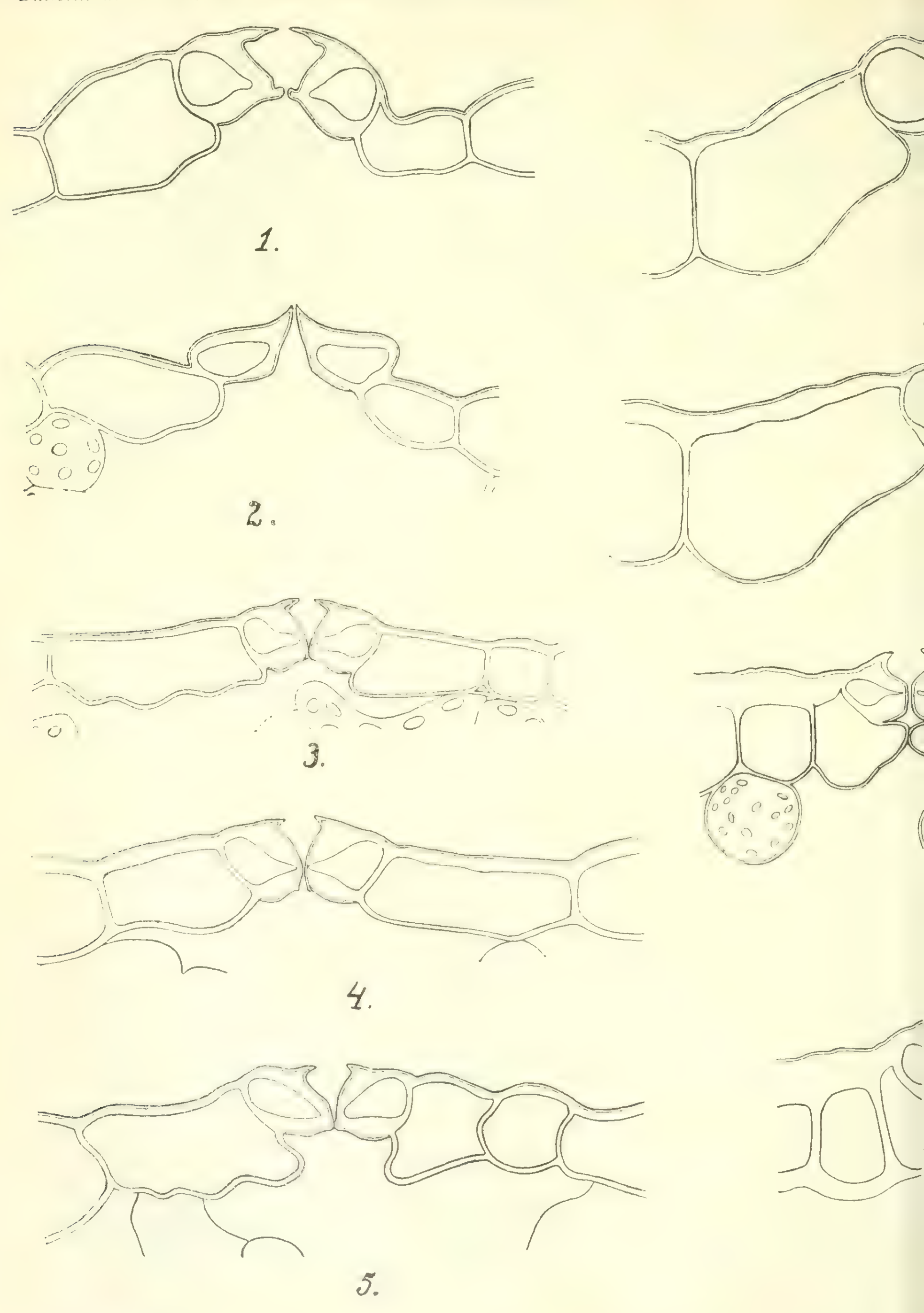
Sämtliche Figuren — mit Ausnahme von Fig. 54 und 55 — stellen Querschnitte von Spaltöffnungen bei derselben Vergrößerung dar. Mikroskop C. Reichert. Obj. 9, Okul. 4.

Tafel III.

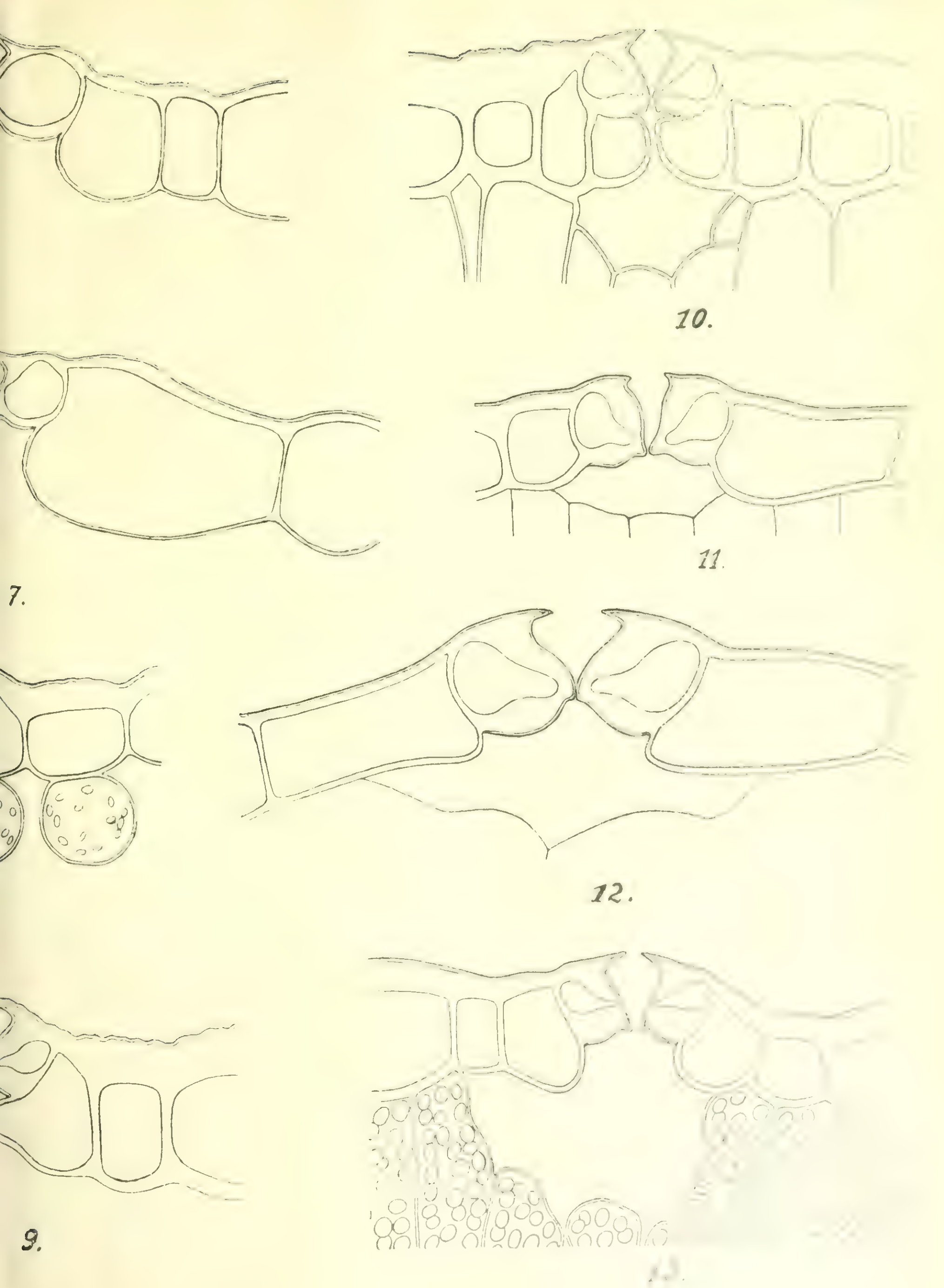
1. *Rodgersia tabularis* (Hemsley) Kom., Blattunterseite.
2. *Petasites officinalis* Moench, Unterseite.
3. *Astilbe rivularis* Hamilt., Unterseite.
4. *Astilbe japonica* (Morr. & Decne) Miq., Unterseite.
5. *Rodgersia podophylla* A. Gray, Unterseite.
6. 7. *Saxifraga pennsylvanica* L. 6: Unterseite, 7: Oberseite.
8. *Saxifraga altissima* Kerner, Oberseite.
9. 10. *Bergenia crassifolia* (L.) Engl. 9: Unterseite, 10: Oberseite.
11. 12. *Peltiphyllum peltatum* (Torr.) Engl. 11: Oberseite, 12: Unterseite.
13. *Heuchera americana* L., Oberseite.

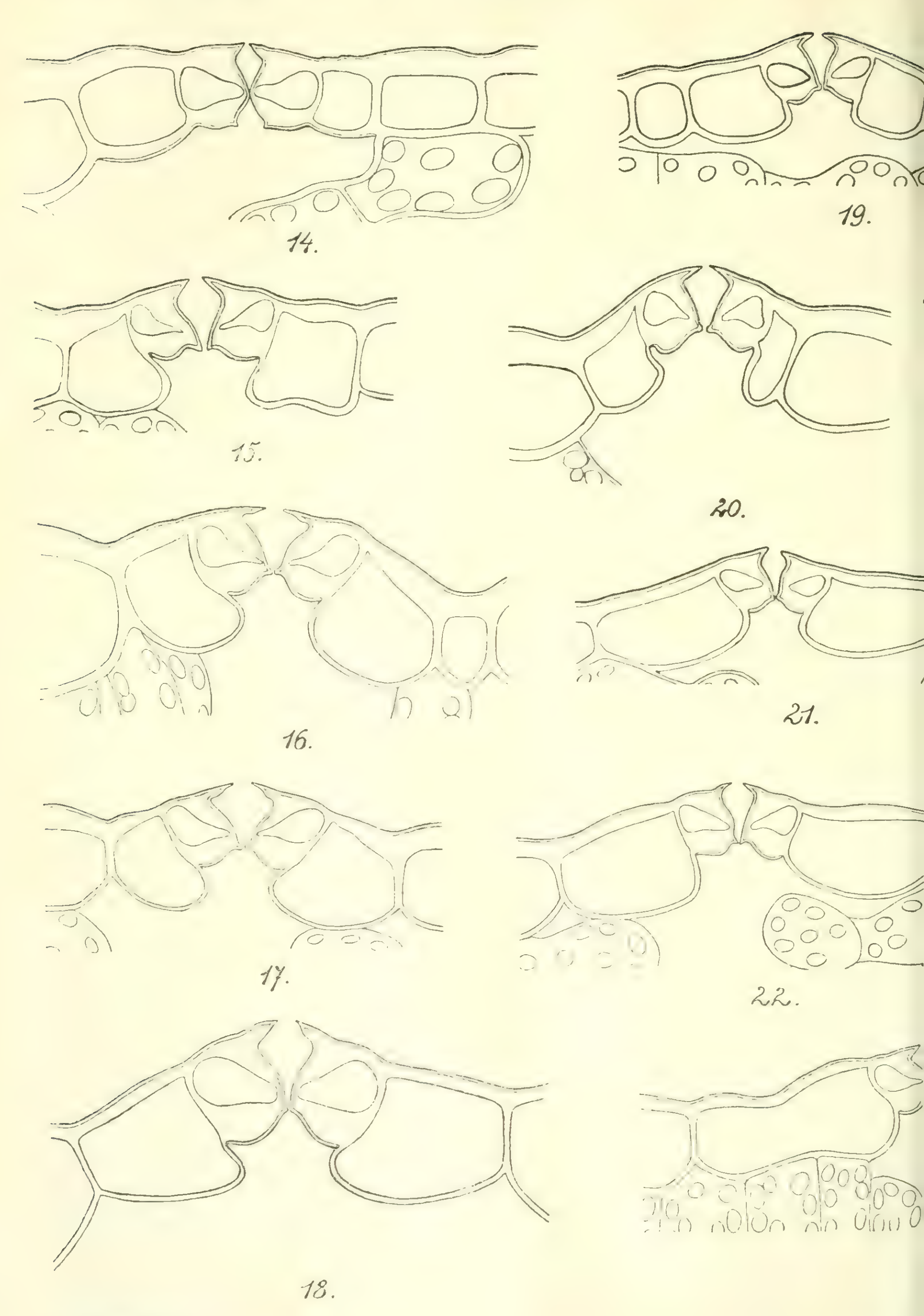
Tafel IV.

14. *Tanakaea radicans* Franch. & Savat., Unterseite.
15. *Heuchera americana* L., Unterseite.
16. *Heuchera sanguinea* Engelm., Oberseite.

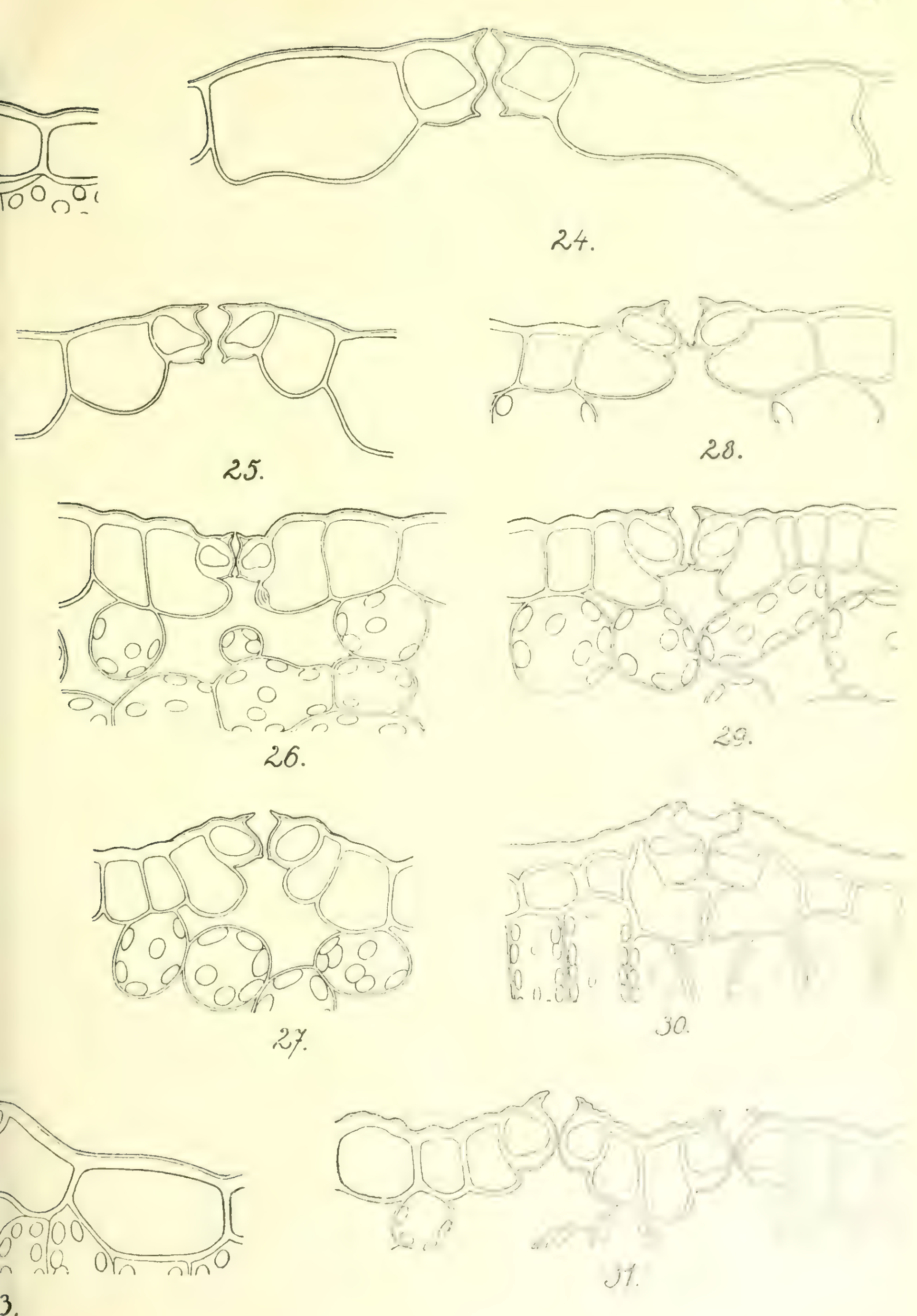


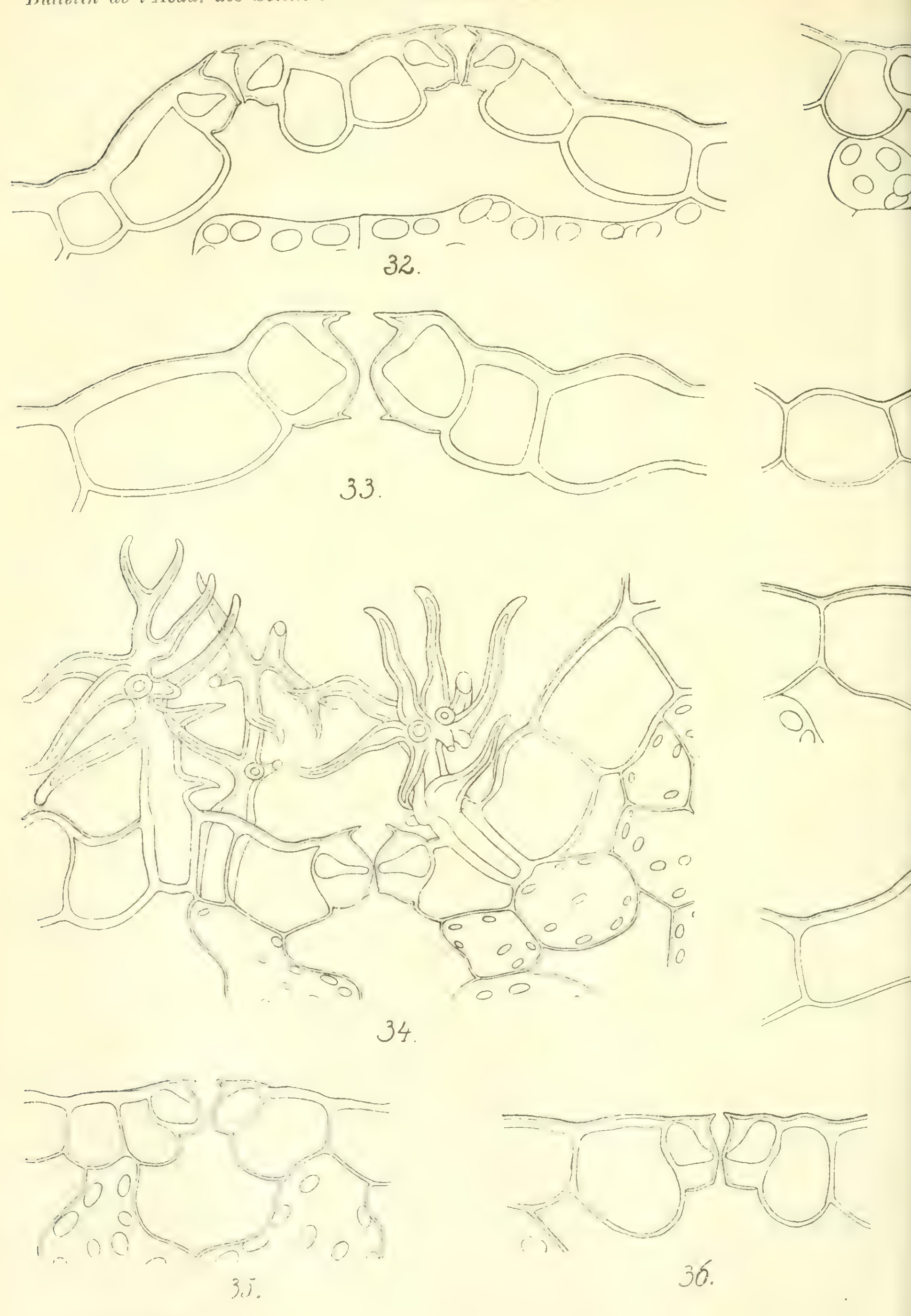
B. Hryniewiecki.


10.
7.
11.
12.
9.

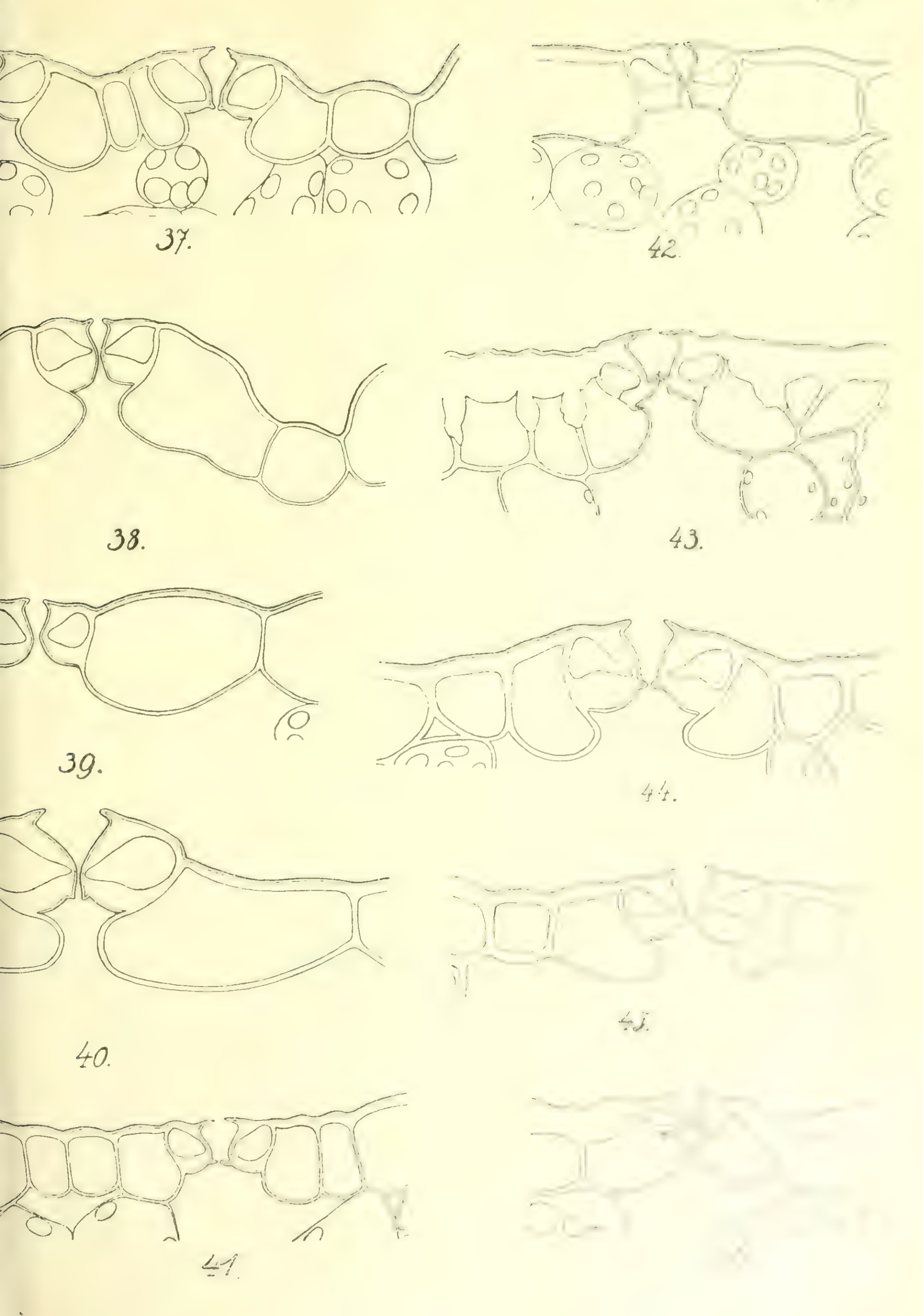


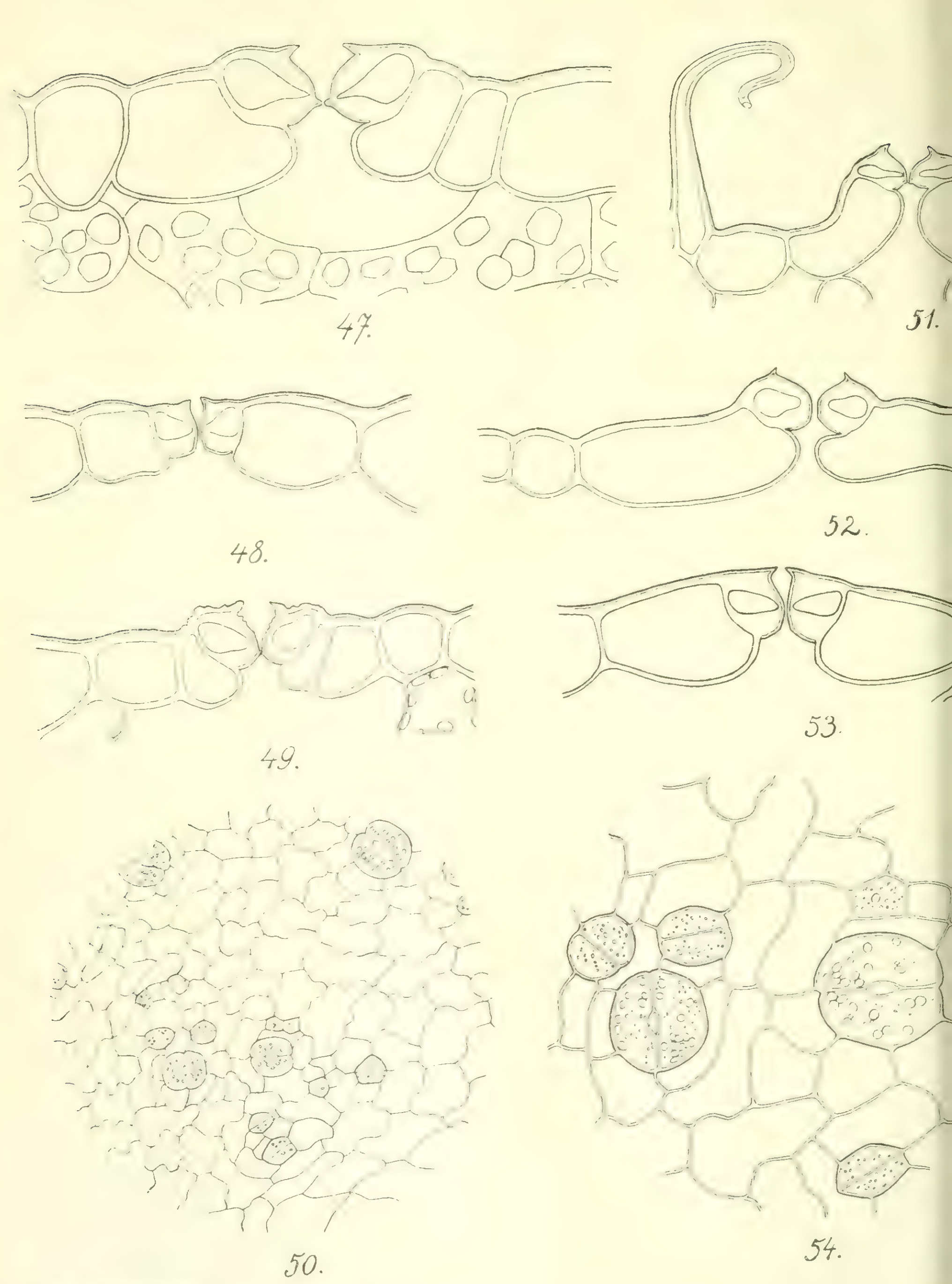
B. Hryniewiecki.


24.
25.
28.
26.
29.
27.
30.
31.

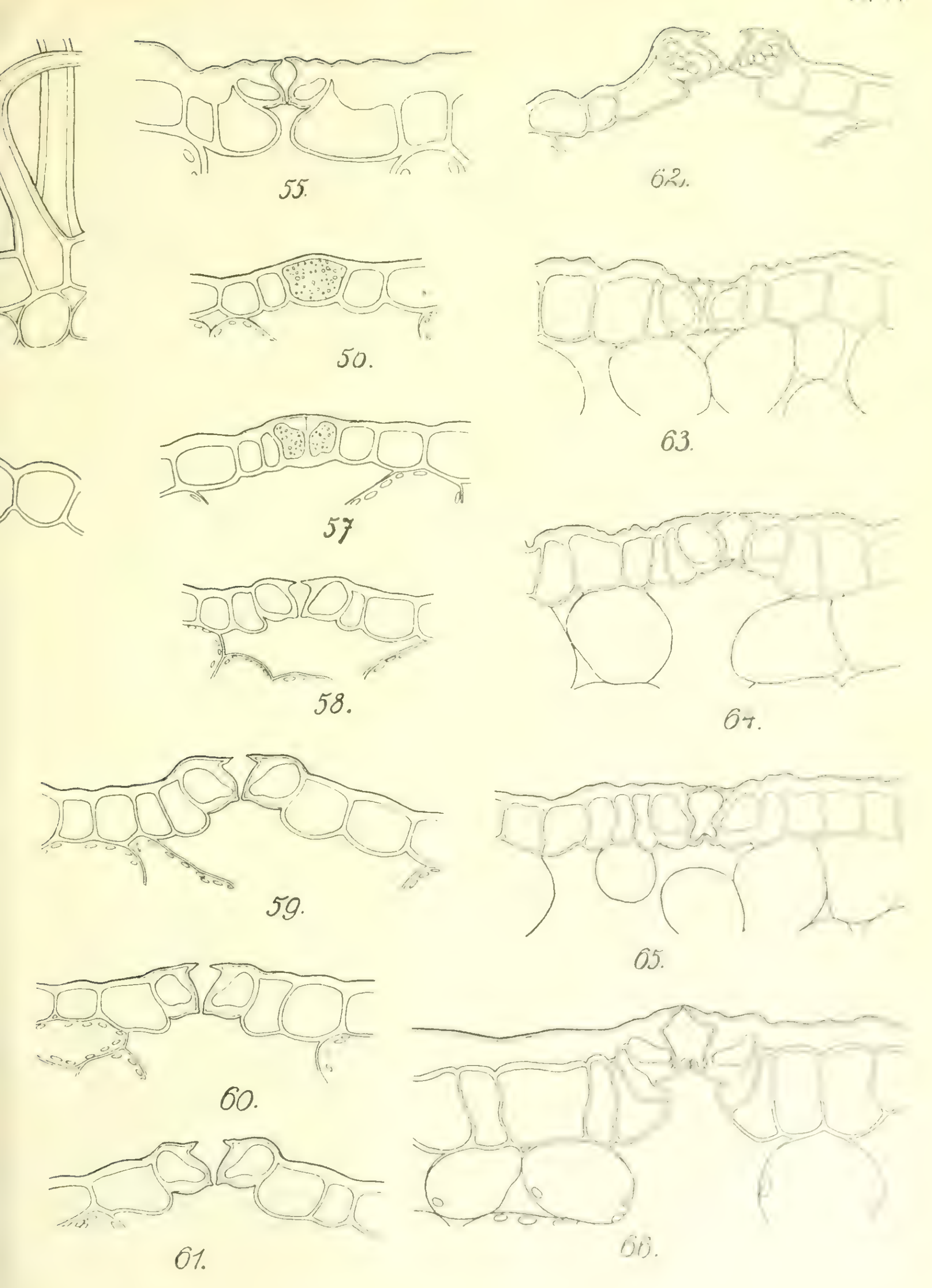


B. Hryniewiecki.


37.
42.
38.
43.
39.
44.
40.
45.
41.



B. Hryniewiecki.


55.
56.
57
58.
59.
60.
61.
62.
63.
64.
65.
66.

17. *Heuchera villosa* Michx., Unterseite.
18. *Francoa sonchifolia* Cav., Unterseite.
19. *Tiarella cordifolia* L., Unterseite.
20 *Tolmiea Menziesii* (Hook.) Torr. Gray, Unterseite.
21. *Mitella diphylla* L., Unterseite.
22. 23. *Mitella pentandra* Hook., 22: Unterseite, 23: Oberseite.
24. *Chrysosplenium oppositifolium* L., Unterseite.
25. *Chrysosplenium alternifolium* L. Unterseite.
26. *Deutzia gracilis* S. & Z., Unterseite.
27. *Deutzia setchuensis* Franch., Unterseite.
28. 29. *Deutzia corymbosa* R. Br., Unterseite.
30. *Berzelia lanuginosa* (L.). Brongn., Oberseite.
31. *Escallonia viscosa* Forbes, Unterseite.

Tafel V.

32. *Tellima grandiflora* Pursh, Unterseite.
33. *Parnassia palustris* L., Unterseite.
34. *Fendlera rupicola* Engelm. & Gr., Unterseite.
35. *Schizophragma integrifolia* Oliver, Unterseite.
36. *Hydrangea Hortensia* DC., Unterseite.
37. *Hydrangea quercifolia* Bartram, Unterseite.
38. *Hydrangea heteromala* D. Don., Unterseite.
39. *Hydrangea arborescens* L., Unterseite.
40. *Hydrangea paniculata* Sieb., Unterseite.
41. *Decumaria barbara* L., Unterseite.
42. *Itea virginica* L., Unterseite.
43. *Brexia madagascariensis* Thouars, Unterseite, altes Blatt.
44. *Ribes alpinum* L., Unterseite.
45. *Ribes nigrum* L., Unterseite.
46. *Cunonia capensis* L., Unterseite.

Tafel VI.

47. *Philadelphus coronarius* L., Unterseite.
48. *Philadelphus microphyllus* Gray, Unterseite.
49. *Platanus orientalis* L., Unterseite.
50. *Rodgersia tabularis* (Hemsley) Kom., Flächenansicht der Epidermis von der Unterseite eines jungen Blattes. Obj. 3, Okul. 2.
51. *Carpenteria californica* Torr., Unterseite.
52. *Jamesia americana* Torr., Unterseite.
53. *Aruncus silvester* L., Unterseite.
54. *Rodgersia tabularis* Hemsley, wie Fig. 50. Obj. 7, Okul. 2.
55. *Weinmania silvicola* Cav., Unterseite.
56—62. *Rodgersia tabularis* (Hemsley) Kom., junges Blatt, Unterseite.
63—66. *Brexia madagascariensis* Thouars, Unterseite, junges Blatt.

O wpływie emanacyi radu na fagocytozę mikrobów. — Action de l'émanation du radium sur la phagocytose des microbes.

Mémoire

de M. **CHARLES KLECKI,**

présenté, par M. M. Siedlecki m. c., dans la séance du 4 Mars 1912.

Inaugurée par les recherches de Danysz, de Bouchard, P. Curie et Balthazard, l'étude de l'action physiologique de l'émanation du radium a démontré d'une façon générale que la cellule animale et microbienne ressent l'action irritante ou nocive de l'émanation du radium et qu'elle est capable d'y réagir. Mais dans la plupart des recherches ultérieures sur ce sujet les efforts des auteurs étant dirigés principalement vers les effets curatifs de l'émanation du radium, l'action qu'exerce cet agent sur la vie cellulaire n'a pas été jusqu'à présent suffisamment étudiée, de sorte que beaucoup de questions relatives à ce sujet sont restées assez obscures.

Vu le rôle important de la phagocytose, surtout dans des conditions pathologiques, et étant donnée la possibilité d'une étude assez approfondie de ce phénomène, je me suis proposé d'étudier l'action de l'émanation du radium sur la phagocytose des microbes.

Je suis le premier qui ait abordé cette question; déjà en 1909 j'ai pu présenter quelques résultats de mes recherches sur ce sujet dans une communication faite au I Congrès de Médecins Polonais réuni à Cracovie.

En 1910 M. Reiter a publié ses recherches expérimentales sur l'action de l'émanation du radium sur la phagocytose du bacille de la tuberculose. Le résultat de ces recherches, dont la méthode diffère beaucoup de celle dont je m'étais servi, est en désaccord parfait avec le résultat de mes recherches analogues. Mes expé-

riences récentes ont confirmé les résultats de mes recherches antérieures et ont permis de les mieux préciser.

Les expériences ont été faites in vitro.

Les phagocytes étaient obtenus de la cavité thoracique de lapins préparés par une injection préalable de quelques cm³ d'une émulsion d'aleurone en eau physiologique à 3 : 40. L'eau physiologique servant au lavage des phagocytes était additionnée d'après Hekma de 2 g de citrate de soude par litre. Des émulsions de microbes dans de l'eau physiologique, dont la préparation exige beaucoup de soin, notamment des émulsions du coli-bacille, du staphylocoque pyogène doré et du bacille de la tuberculose humaine, ont été mélangés avec une émulsion de globules blancs bien lavés en eau physiologique; dans un certain nombre d'expériences on additionnait encore ces mélanges de sérum sanguin provenant de l'animal qui avait fourni les phagocytes.

Des gouttelettes de ces mélanges furent suspendues dans l'enfoncement central des lames à préparation microscopiques que l'on plaçait sur une espèce d'échelle, les unes au-dessus des autres, la face des lamelles portant les gouttelettes dirigée en bas, au-dessus du niveau d'eau à l'intérieur de deux vases qui renfermaient chacun 100 cm³ d'eau distillée. L'intérieur de chacun de ces deux vases hermétiquement fermés par des bouchons en caoutchouc et placés dans une étuve réglée à 37° communiquait avec l'intérieur de deux vases d'Erlenmeyer, dont l'un renfermait 250 cm³ d'une solution aqueuse de 2 mg de bromure de radium et l'autre la même quantité d'eau distillée. La solution du sel de radium qui servait comme source d'émanation dans ces expériences a été gracieusement mise à ma disposition par M. le professeur Witkowski. Un tube en verre en Y dont les deux branches descendaient dans l'intérieur des vases renfermant les lames porteuses des gouttelettes. était ajusté à une trompe à eau, de sorte qu'il était facile de faire traverser par l'intérieur de ces deux vases en même temps un courant d'air humide; par l'intérieur d'un de ces vases passait un courant d'air chargé d'émanation du radium, par l'autre vase passait un courant d'air pur; les gouttelettes du mélange de phagocytes et de microbes placées dans ce second vase servaient pour les pr[illegible] rations de contrôle que l'on avait soin de faire dans chaqu[illegible] rience.

Le diamètre des tubes en verre et en caoutchouc pa[illegible]

communiquaient les différentes parties de l'appareil était le même dans toutes les pièces analogues des deux moitiés de celui-ci. Les tubes en caoutchouc étaient munis de serres, de sorte qu'on pouvait isoler l'atmosphère de l'intérieur de chaque partie de l'appareil. Après avoir ouvert toutes ces serres et mis en action la trompe à eau, on faisait passer par l'intérieur des deux vases renfermant les gouttelettes du mélange de phagocytes et de microbes, un courant d'air dont l'intensité, réglée d'après la quantité des bulles de gaz qui traversaient dans ces vases la couche d'eau distillée pour éclater à sa surface et se mélanger avec l'atmosphère de l'intérieur des vases, était la même, dont l'humidité et la température étaient aussi les mêmes et qui ne différait que par l'émanation du radium dont était chargé le courant d'air qui passait par une moitié de l'appareil. L'émanation apportée par le courant d'air à la couche d'eau renfermée dans un des deux vases en cause, s'y dissolvait pour une part, pour en être éliminée plus tard, et pour une autre part elle traversait avec les bulles d'air cette couche fluide et, en se mélangeant avec le milieu gazeux renfermé dans le vase, elle trouvait sur son chemin le fond des gouttelettes où les phagocytes dévoraient les microbes.

La couche fluide qui séparait les cellules du milieu gazeux ambiant était donc très mince, de sorte que les phagocytes et les microbes étaient dans ces conditions très bien exposés à l'action de l'émanation du radium.

Il était important de savoir quelle était dans ces expériences la concentration de l'émanation du radium dans l'air entourant les gouttelettes dans lesquelles se faisait la phagocytose des microbes; de même, il était important d'arranger les expériences d'une telle façon que dans toutes les expériences analogues la concentration de l'émanation soit à peu près la même. Comme il n'était pas possible dans ces expériences pour des raisons de technique de doser l'émanation directement dans l'air renfermé dans le vase où étaient placées les goutelettes, il fallait se borner au dosage de l'émanation du radium dans l'eau que renfermait ce vase et dans laquelle s'accumulait l'émanation au passage des bulles de gaz qui en était chargé. Des dosages répétés, faits avec le phontactoscope d'Engler et Sieveking, ont démontré qu'après un passage par cette eau d'air chargé d'émanation durant 1 heure, un quart d'heure et même 10 minutes, avec une vitesse de 60—100 bulles de gaz par minute,

cette eau contenait environ 1,000.000 unités d'émanation [1]) par litre, et cela même dans le cas lorqu'on puisait l'émanation toujours de la même source une fois par jour. plusieurs jours de suite. L'eau d'où s'échappait l'émanation du radium pour exercer son action sur le phénomène de la phagocytose qui se produisait dans les gouttelettes, était donc assez riche en émanation; sa concentration était ici à peu près la même que celle qui est réalisée dans l'eau fournie par les émanateurs qui servent pour des cures internes avec de l'eau radioactive.

Comme il suffisait de faire passer le courant d'air chargé d'émanation par l'eau en question pendant 10 minutes pour que l'émanation s'y accumule dans une quantité d'environ 1,000.000 unités par litre, on faisait passer par l'eau dans toutes les expériences l'air chargé d'émanation pendant 10 ou 15 minutes; puis on serrait les tubes en caoutchouc pour isoler de l'entourage l'atmosphère de l'intérieur des vases où se faisait la phagocytose et on laissait ces vases à l'étuve encore pendant 30 ou 45 minutes, un espace de temps qui suffit parfaitement pour que le phénomène de phagocytose puisse se produire d'une façon prononcée.

Lorque ceci était accompli, on faisait des préparations microscopiques des gouttelettes placées dans les deux vases. le plus souvent 10 préparations pour chaque mélange. Les préparations du liquide renfermant le coli-bacille ou le staphylocoque étaient colorées par le bleu de méthylène ou par le violet de gentiane, celui renfermant le bacille de la tuberculose par la fuchsine phéniquée et le bleu de méthylène. L'examen de toutes les préparations provenant d'une expérience, bien entendu, les préparations de contrôle y compris. se faisait de suite le jour même de l'expérience ou le lendemain.

On sait qu'il n'est pas toujours facile de déterminer d'une façon précise l'intensité de la phagocytose de microbes dans un milieu quelconque. Pour déterminer l'index phagocytaire Wright a proposé de déterminer le nombre des microbes dévorés par une vingtaine de phagocytes. Sauerbeck a démontré l'insuffisance de ce procédé qui conduit à des erreurs considérables. de même quand l'intensité de la phagocytose est grande que quand elle est faible;

[1]) La quantité des unités d'émanation correspond à la quantité des Volts de chute de potentiel par heure.

l'inégalité de l'avidité avec laquelle les phagocytes dévorent presque toujours les microbes en est la cause principale. C'est pourquoi Sauerbeck exige que l'on détermine dans chaque préparation le nombre des microbes dévorés par 100 phagocytes, surtout lorsque l'inégalité de la phagocytose dans la préparation examinée est prononcée ou lorsque les phagocytes n'étant pas répartis dans la préparation d'une façon assez uniforme se sont accumulés en petits amas.

Dans les expériences présentes on déterminait le nombre de microbes dévorés par 80—300 phagocytes dans chaque liquide examiné; le plus souvent j'étudiais 200—240 phagocytes dont j'examinais 20 dans chacune des 10 préparations. Pour cet examen, on choisissait les parties des préparations dans lesquelles les phagocytes étaient répartis dans leur milieu d'une façon uniforme et entourés de microbes libres. Tous les globules blancs qui ne paraissaient pas se trouver à l'état tout à fait normal étaient éliminés de cet examen. Dans les expériences avec le coli-bacille et le staphylocoque doré, les microphages neutrophiles seulement furent examinés, dans les expériences avec le bacille de la tuberculose on déterminait le nombre des microbes dévorés par les microphages et par les macrophages.

On a remarqué plus haut que, dans une partie de ces expériences, on additionnait le mélange de phagocytes et de microbes de sérum sanguin provenant de l'animal qui avait fourni les phagocytes. D'après Wright et Douglas, les opsonines jouent dans le phénomène de la phagocytose des microbes un rôle tellement important que sans leur action le phénomène ne peut pas se produire. Sauerbeck confirme cette opinion pour la phagocytose du streptocoque, tandis que, d'après Sawtchenko, Barykin et Maikow, les opsonines ne sont pas indispensables pour la phagocytose de microbes et de grains de charbon ou de carmin par les globules d'animaux à sang chaud dans un milieu isotonique avec les humeurs de ces animaux.

Mes expériences démontrent que les phagocytes du lapin peuvent dévorer le coli-bacille, le staphylocoque doré, le bacille de la tuberculose humaine et des grains de carmin dans un milieu qui ne contient pas d'opsonines. Il est vrai que l'intensité de la phagocytose n'est pas grande généralement dans ces conditions et qu'elle augmentait dans les expériences où l'on ajoutait, au milieu dans lequel les phagocytes dévoraient les microbes, du sérum sanguin en

quantité correspondante à celle de l'émulsion des phagocytes en eau physiologique. Mais, même dans les cas où les opsonines faisaient défaut, l'intensité de la phagocytose était suffisamment grande pour que l'influence de l'émanation du radium sur ce phénomène puisse se manifester.

Dans les recherches présentes j'ai exécuté 28 expériences. Dans 22 parmi ces expériences on a examiné la phagocytose de microbes dans un milieu renfermant l'émanation du radium. Dix expériences ont été faites avec le coli-bacille; dans toutes les expériences la phagocytose des bacilles se faisait dans un milieu qui ne contenait pas de sérum et dans deux expériences elle se faisait en plus dans un milieu additionné de sérum. Deux expériences ont été faites avec le staphylocoque pyogène doré; la phagocytose de ce microbe se faisait dans un milieu ne renfermant pas de sérum. Enfin dix expériences ont été faites avec le bacille de la tuberculose humaine; la phagocytose de ce bacille se faisait dans toutes ces expériences dans un milieu qui ne renfermait pas de sérum et dans six expériences elle se faisait en plus dans un milieu additionné de sérum.

Comme l'intensité de la phagocytose dans ces expériences était en général plutôt faible et comme les phagocytes ne dévoraient pas les microbes d'une façon uniforme, il était nécessaire d'examiner dans chaque expérience un nombre considérable de phagocytes.

Dans les deux tableaux qui suivent on trouvera les résultats des 22 expériences dans lesquelles la phagocytose des microbes se faisait dans une atmosphère renfermant l'émanation du radium. On voit dans ces tableaux le nombre des phagocytes examinés dans chaque expérience, le nombre des microbes qu'ils avaient dévorés, le nombre des microbes dévorés calculé pour 100 phagocytes et l'index phagocytaire qui détermine les variations de l'intensité de la phagocytose sous l'influence de l'émanation du radium comparée à celle dans l'expérience analogue de contrôle.

Dans les deux dernières expériences avec le coli-bacille et les six dernières expériences avec le bacille de la tuberculose on voit sous a) les nombres obtenus dans le cas quand la phagocytose se faisait dans un milieu qui ne renfermait pas de sérum et sous b) les nombres analogues pour le cas quand le milieu liquide de la phagocytose des microbes était additionné de sérum sanguin.

Expériences avec le coli-bacille et le staphylocoque pyogène doré.

Microbe examiné	Expérience	Action de l'ém. du radium: Phagocytes examinés	Action de l'ém. du radium: Microbes dévorés	Contrôle: Phagocytes examinés	Contrôle: Microbes dévorés	Microbes dévorés par 100 phagoc.: Action de l'émanation du radium	Microbes dévorés par 100 phagoc.: Contrôle	Index phagocytaire
Coli-bacille	I	200	170	200	149	85	75	1·13
	II	160	143	160	106	89	77	1·16
	III	200	346	200	277	173	139	1·25
	IV	180	298	200	223	167	112	1·40
	V	180	145	200	130	81	65	1·24
	VI	100	55	100	50	55	50	1·10
	VII	300	227	280	146	76	52	1·47
	VIII	240	154	120	45	56	38	1·46
	IX a)	240	414	240	190	172	79	2·18
	IX b)	240	511	200	141	213	71	3·00
	X a)	240	376	240	258	157	108	1·45
	X b)	240	469	200	86	183	43	4·26
Staph. pyog. doré	XI	160	89	120	59	56	49	1·14
	XII	180	401	200	313	223	157	1·42

On voit donc que dans toutes les expériences avec le coli-bacille et le staphylocoque doré l'émanation du radium renforçait la phagocytose des microbes, surtout dans les expériences avec le coli-bacille dans lesquelles le milieu de l'activité des cellules renfermait du sérum sanguin.

Dans 10 expériences avec le coli-bacille, dans lesquelles la phagocytose des microbes se faisait sous l'influence de l'émanation du radium dans un milieu qui ne renfermait pas du sérum sanguin, l'index phagocytaire était de 1·10—2·18, en moyenne 1·38 et dans 2 expériences où la phagocytose se faisait dans un milieu additionné de sérum, il était de 3·00 et 4·26, en moyenne 3·63. Dans 2 expériences avec le staphylocoque l'index phagocytaire était dans les mêmes conditions 1·14 et 1·42, en moyenne 1·28.

Le résultat des expériences faites avec le bacille de la tuberculose n'était pas d'une constance aussi absolue que celui des ex-

Expériences avec le bacille de la tuberculose humaine.

Expérience	Action de l'ém. du radium		Contrôle		Microbes dévorés par 100 phagocytes		Index phagocytaire
	Phagocytes examinés	Microbes dévorés	Phagocytes examinés	Microbes dévorés	Action de l'ém. du radium	Contrôle	
XIII	200	174	200	267	87	133	0·65
XIV	200	293	200	346	156	173	0·90
XV	200	148	200	191	74	95	0·78
XVI	200	187	200	277	94	138	0·68
XVII b)	180	327	180	321	182	178	1·02
XVIII a)	200	133	160	162	67	100	0·67
XVIII b)	240	257	240	396	107	165	0·65
XIX a)	200	178	160	186	89	116	0·77
XIX b)	200	343	120	185	171	155	1·10
XX a)	240	453	240	722	189	301	0·63
XX b)	240	705	240	744	294	310	0·95
XXI a)	120	88	200	203	73	100	0·73
XXI b)	240	260	80	174	108	217	0·50
XXII a)	120	79	240	154	66	64	1·03
XXII b)	240	201	280	340	84	121	0·69

périences précédentes. Les index phagocytaires suivants ont été trouvés dans 3 expériences: 1·02, 1·10 et 1·03 pour le cas quand la phagocytose du bacille se faisait sous l'influence de l'émanation du radium. A mon avis, cette augmentation de l'index phagocytaire, si légère qu'elle rentre sans aucun doute dans les limites des erreurs si faciles à commettre dans ce genre de recherches, n'autorise à aucune conclusion. Dans toutes les autres expériences avec le bacille de la tuberculose, l'émanation du radium diminuait l'intensité de la phagocytose. Dans 8 expériences sans sérum sanguin l'index phagocytaire était de 0·63 à 0·90, en moyenne 0·74 et dans 4 expériences avec sérum il était de 0·50 à 0·95, en moyenne 0·70.

Excepté 2 expériences avec le coli-bacille où l'émanation du radium avait augmenté d'une façon considérable l'intensité de la phagocytose du microbe dans un milieu additionné de sérum, les variations de l'intensité de la phagocytose des microbes sous l'influence de cet agent n'étaient pas généralement considérables dans

les conditions de ces expériences. Pour la phagocytose du coli-bacille et du staphylocoque se produisait une augmentation et pour la phagocytose du bacille de la tuberculose une diminution d'intensité d'environ 30% en moyenne pour les deux cas.

La constance avec laquelle l'émanation du radium augmentait dans ces expériences l'intensité de la phagocytose du coli-bacille et du staphylocoque et la grande fréquence avec laquelle elle diminuait celle du bacille de la tuberculose plaident en faveur de l'opinion d'après laquelle le résultat de ces expériences ne serait pas accidentel et ne dépendrait pas des erreurs qu'on aurait commises en déterminant le nombre des microbes dévorés par les phagocytes.

Après avoir constaté l'augmentation de l'intensité de la phagocytose du coli-bacille et du staphylocoque sous l'influence de l'émanation du radium, j'ai cherché à établir lequel des éléments intéressés dans ce phénomène est influencé par l'émanation. Cette question a été étudiée dans 4 nouvelles expériences, faites avec le coli-bacille comme les expériences précédentes et en se servant du même appareil qui a été décrit plus haut; dans ces expériences on faisait agir l'émanation du radium séparément sur une émulsion de phagocytes et sur une émulsion de microbes dans de l'eau physiologique qui dans tous les cas était additionnée de sérum sanguin provenant de l'animal qui avait fourni les phagocytes pour l'expérience. L'action de l'émanation sur l'élément choisi étant terminée, on y mélangeait l'autre élément, phagocytes ou microbes, qui n'avait pas subi l'action de l'émanation du radium. Le liquide dans lequel se faisait dans ces expériences la phagocytose des microbes était un mélange de 6 gouttes d'émulsion de phagocytes, de 6 gouttes de sérum sanguin et de 3 gouttes d'émulsion du coli-bacille en eau physiologique. Il est évident que dans chaque expérience on faisait, comme dans les précédentes, des expériences de contrôle.

On trouvera les résultats de ces expériences dans le tableau qui suit. Dans chaque expérience on voit sous a) les nombres obtenus pour le cas lorsque les phagocytes furent soumis à l'action de l'émanation du radium et sous b) lorsque les microbes y étaient exposés.

Dans toutes ces expériences, l'émanation du radium ayant agi soit sur les phagocytes soit sur les microbes, augmentait l'intensité de la phagocytose, parfois même d'une façon très prononcée. Dans 3 expériences la phagocytose était beaucoup plus intense quand

Expériences avec le coli-bacille.

Expérience	Action de l'ém. du radium: Phagocytes examinés	Action de l'ém. du radium: Microbes dévorés	Contrôle: Phagocytes examinés	Contrôle: Microbes dévorés	Microbes dévorés par 100 phagocytes: Action de l'ém. du radium	Microbes dévorés par 100 phagocytes: Contrôle	Index phagocytaire
XXIII a)	240	771	240	144	354	60	5·90
b)	240	239	240	167	100	70	1·43
XXIV a)	240	249	240	106	100	44	2·27
b)	240	119	240	88	49	37	1·32
XXV a)	240	250	160	49	100	21	4·76
b)	240	122	240	62	51	26	1·96
XXVI a)	240	110	240	78	46	33	1·39
b)	240	96	240	64	40	27	1·48

l'émanation avait agi sur les phagocytes que dans le cas lorsqu'elle avait agi sur les microbes et dans une expérience le renforcement de la phagocytose était dans les deux cas à peu près le même. Dans les expériences dans lesquelles l'émanation avait agi sur les phagocytes, l'index phagocytaire était en moyenne 3·83 et dans les expériences où elle avait agi sur les microbes il était en moyenne 1·55. Il est donc permis de conclure de ces expériences que l'augmentation de l'intensité de la phagocytose du coli-bacille sous l'influence de l'émanation du radium est due principalement à l'action de l'émanation sur les phagocytes et en second lieu à celle qu'elle exerce sur les microbes.

Il ressort aussi de deux expériences que j'ai faites avec des grains de carmin que l'émanation du radium exalte l'avidité des phagocytes. Dans ces expériences, les grains de carmin ont été parfois dévorés par les phagocytes dans une quantité très considérable, de sorte qu'il n'était pas possible de déterminer d'une façon précise leur nombre dans le plasma des globules. Il a donc fallu déterminer en bloc dans ces expériences le nombre des phagocytes qui avaient dévoré des grains de carmin, sans compter le nombre de ces grains, et le comparer au nombre des phagocytes qui sous ce rapport étaient restés inactifs. Il est évident que cette méthode est moins précise que celle dont on s'était servi dans

les expériences faites avec les microbes; elle n'a été appliquée que faute de mieux. L'index phagocytaire quand l'émanation du radium avait agi sur les phagocytes a été trouvé dans ces 2 expériences égal à 1·18 et 1·13. Le résultat de ces 2 expériences, dont la méthode laisse à désirer, n'a qu'une valeur relative, mais il confirme le résultat des expériences faites avec le coli-bacille, notamment que l'augmentation de l'intensité de la phagocytose par l'émanation du radium est due en partie à l'action excitante qu'elle exerce sur les phagocytes.

On a remarqué plus haut que le résultat obtenu dans les expériences avec le bacille de la tuberculose est en désaccord avec celui auquel est parvenu M. Reiter. Il est vrai que cet auteur admet que parfois l'émanation du radium semble protéger les bacilles de la tuberculose contre la voracité des phagocytes, mais en général la phagocytose de ce bacille d'après M. Reiter est renforcée par l'émanation du radium, quelquefois jusqu'à 30%. Le degré de l'augmentation de l'intensité de la phagocytose du bacille de la tuberculose était donc, dans les expériences de M. Reiter, à peu près le même que celui de son affaiblissement dans mes expériences analogues.

Il est difficile d'indiquer d'une façon précise les causes qui ont contribué à provoquer ce désaccord; les méthodes expérimentales dont s'était servi M. Reiter dans ses recherches en sont, à mon avis, la cause principale.

Il ressort des expériences que j'ai faites avec le coli-bàcille que l'émanation du radium, en exerçant une action excitante sur les phagocytes, influence en même temps les microbes. Le fait établi dans les recherches présentes que l'émanation du radium en agissant dans des conditions identiques favorise la phagocytose d'une certaine espèce microbienne et affaiblit la phagocytose d'une autre, parle de même en faveur de l'opinion d'après laquelle l'émanation exercerait une action non seulement sur les globules blancs, mais aussi sur les microbes; cette action concernant la facilité avec laquelle les microbes sont dévorés par les phagocytes, peut être différente sur différentes espèces microbiennes. Ce résultat des recherches présentes est en accord avec les faits constatés par les auteurs qui ont étudié l'action bactéricide de l'émanation du radium. Il a été démontré que ce facteur exerce une action bactéricide sur la plupart des microbes examinés, saprophytes et microbes pathogènes;

d'après les recherches de Suess, le bacille de la tuberculose, par contre, n'est pas sensible à cette action de l'émanation. De même, les faits constatés dans cette étude sont aussi confirmés par le résultat des essais, peu nombreux du reste, d'un traitement local de différentes infections par l'émanation du radium, notamment par les essais de Bartels, de Bulling et de Suess.

La phagocytose des microbes étant un phénomène très compliqué, influencé par toute une série de facteurs qui exercent leur action sur les globules et les microbes, plusieurs hypothèses se présentent pour mieux préciser le mécanisme des variations qu'on voit se produire dans la phagocytose des microbes sous l'influence de l'émanation du radium. Mais comme l'action de l'émanation sur divers facteurs qui influencent la phagocytose n'est pas encore suffisamment étudiée, la valeur de ces hypothèses n'est pas grande. Ce n'est qu'après une étude de l'action de l'émanation du radium sur les anticorps microbiens, étude déjà inaugurée par les recherches de Schütze, que l'on pourra mieux élucider le mécanisme qui ici est en cause. Pour le moment, nous nous bornons à constater les faits suivants:

1. L'émanation du radium qui échappe d'une eau qui la renferme dans une quantité d'environ 1,000.000 unités par litre, exerce une action sur la phagocytose des microbes.

2. Cette action est différente selon l'espèce des microbes dévorés: elle renforce la phagocytose du coli-bacille et du staphylocoque pyogène doré et elle affaiblit la phagocytose du bacille de la tuberculose humaine.

3. L'émanation du radium exerce une action sur les deux éléments intéressés dans le phénomène de la phagocytose: globules et microbes.

4. L'action qu'exerce l'émanation du radium sur différentes espèces microbiennes peut être différente; son action sur le coli-bacille et le staphylocoque pyogène doré est différente de celle qu'elle exerce sur le bacille de la tuberculose humaine.

5. Le renforcement de la phagocytose du coli-bacille par l'émanation du radium est due principalement à l'action excitante qu'elle exerce sur les phagocytes, et en second lieu à l'action de l'émanation sur les microbes.

Ces recherches ont été exécutées à l'Institut de Pathologie générale et expérimentale de l'Université de Cracovie.

Bibliographie.

Bouchard, P. Curie et Balthazard. Action physiologique de l'émanation du radium. C. R. de l'Acad. des Sc. 1904.

Danysz. De l'action pathogène des rayons et des émanations émises par le radium sur différents tissus et différents organismes. C. R. de l'Acad. d. Sc. 1903.

Hekma. Ein Beitrag zur Verwendung von zitronensaurem Natron im Dienste von Untersuchungen über Phagocytose. Biochem. Ztschr. 1908.

Klecki. Fizyologiczne i lecznicze działanie radu. Przegl. lek. 1909, Nr. 31.

Reiter. Einfluß der Radium-Emanation auf die Phagocytose (Opsonine). Cntrbl. f. Röntgenstrahlen, Radium u. verwandte Gebiete. T. I, 1910.

Sauerbeck. Experimentelle Studien über Phagocytose. Ztschr. f. Immunität und exper. Therapie, 1909.

Sawtschenko, Barykin i Majkow. Archiv biolog. nauk. T. XV, Russkij Wratsch 1910. Nr. 22.

Schütze. Über den Einfluß des Radiums auf die Produktion von Antikörpern im tierischen Organismus. Med. Klinik 1911.

Wright. Studien über Immunisierung und ihre Anwendung in der Diagnose und Behandlung von Bakterieninfektionen. Jena 1909.

Wright u. Stewart R. Douglas. Über die Wirkung der Blutflüssigkeiten auf den Tuberkelbacillus und die Entstehung von Schutzstoffen im menschlichen Organismus in Antwort auf die Inoculation eines Tuberkulosevaccins. Proceedings of the Royal Society, Vol. 74, 1904, cité par Wright.

Studya nad Azotobakterem. I. Morfologia i cytologia. — Azotobacter-Studien. I. Morphologie und Cytologie.

Mémoire

de M. ***A. PRAŻMOWSKI*** m. c.,

présenté dans la séance du 4 Mars 1912.

(Planches VII—IX).

I. Der heutige Stand unseres Wissens vom Leben und von den Wirkungen des Azotobacter chroococcum Beijer.

Bekanntlich hat Beijerinck (1) im Jahre 1901 aus dem Boden, später auch aus dem Kanalwasser in Delft einen Schizomyceten isoliert, welchen er wegen seines Verhaltens dem atmosphärischen Stickstoff gegenüber und seiner Eigenschaft, in einem bestimmten Lebensstadium ein braunes Pigment in sich aufzuspeichern, *Azotobacter chroococcum* benannte. Seit dieser Zeit ist *Azotobacter* Gegenstand sehr zahlreicher und eingehender Untersuchungen geworden, die sich einerseits auf sein Vorkommen in der Natur und seine morphologischen Merkmale und Besonderheiten, andererseits auf die Art und Weise seiner Ernährung, die Ursachen und Faktoren seines Stickstoffbindungsvermögens, schließlich auf seine Rolle im Haushalte der Natur und im landwirtschaftlichen Betriebe erstreckten. Diese Untersuchungen, die mit mehr oder weniger Geschick und Aufwand an Geist und Arbeitskraft in Angriff genommen und durchgeführt wurden, haben unstreitig nicht nur unsere Kenntnisse über diesen interessanten Mikroben sehr erweitert, sondern auch manche Tatsachen zutage gefördert, die in das Leben und Wirken der Mikrobenwelt einen tieferen Einblick gestatten; gleichzeitig haben dieselben zum Teil neue Gesichtspunkte und Perspektiven für die weitere Forschung eröffnet, zum anderen Teil aber auch manche Verwirrung und Konfusion in den Anschauungen über das

Wesen und die Wirkungsweise der kleinsten Lebewesen hineingebracht.

Aus diesem Grunde wird es vielleicht nicht nutzlos sein, wenn ich an dieser Stelle die wichtigsten Resultate der bisherigen Forschungen über *Azotobacter chroococcum* kurz zusammenfasse und dieselben auch insoferne kritisch beleuchte, um das Tatsächliche der Untersuchungsergebnisse von dem Hypothetischen, bezw. von den aus denselben gezogenen, nicht immer zutreffenden Schlüssen zu sondern. Diese Revue der Azotobacter-Literatur, welche, wie nochmals hervorgehoben werden soll, sich auf die wichtigsten, grundlegenden Arbeiten beschränken muß, wird mir auch Gelegenheit bieten, diejenigen Fragen, die mich besonders interessierten, und diejenigen Gesichtspunkte, von denen ich mich bei meinen eigenen Untersuchungen leiten ließ, in den Vordergrund treten zu lassen.

Was zuerst das Vorkommen des *Azotobacter* in der Natur anlangt, so hat schon Beijerinck in seiner ersten Mitteilung (1) darauf hingewiesen, daß derselbe in der Natur weit verbreitet sein muß, denn er hat ihn mit Ausnahme des Heidebodens aus allen anderen untersuchten Böden isoliert und auch im Kanalwasser von Delft zu wiederholten Malen gefunden. Spätere Forscher haben diesen Befund Beijerinck's voll bestätigt. Sie fanden, daß Azotobacter ein sehr verbreiteter und in den meisten Kulturböden fast nie fehlender Bewohner des Erdreichs ist; namentlich bevorzugt er kalkreiche und basisch reagierende Böden, meidet dagegen saure Moor-, Torf- und Heideböden. Ein gewisser Kalkgehalt scheint für sein Gedeihen unentbehrlich zu sein, denn Hugo Fischer (2 und 3) konnte ihn aus gekalkten Parzellen des Poppelsdorfer Versuchsfeldes leicht zur massenhaften Entwicklung und Isolierung bringen, während ungekalkte Parzellen ein negatives Resultat lieferten. Dieselbe Beobachtung machten später Krzemieniewski (4), Christensen (5), Schneider (6) und a.; Christensen versuchte sogar auf Grund dieser Tatsache die Kalkbedürftigkeit der Kulturböden in mit den betreffenden Böden geimpften Nährflüssigkeiten biologisch zu bestimmen. Aber auch in Moor-, Torf- und Heideböden konnte das Vorkommen von Azotobacter öfter nachgewiesen werden, z. B. durch von Feilitzen (7), sobald diese Böden sich längere Zeit in Kultur befanden und durch kulturelle Maßregeln eine durchgreifende Änderung ihrer physikalisch-che-

mischen Zusammensetzung erfuhren. Bezüglich der geographischen Verbreitung scheint aus den vorliegenden Untersuchungen hervorzugehen, daß Azotobacter über die ganze Erde verbreitet ist und auch im hohen Gebirge, soweit bebaute Flächen und Pflanzenansiedlungen reichen, angetroffen wird. Doch ist das Vorkommen von Azotobacter nicht bloß auf das feste Land beschränkt. So wurde er z. B. im Meere, und zwar in der Ostsee zuerst von Benecke und Keutner (8) nachgewiesen, und zwar sowohl auf dem Meeresgrunde im Schlick, als auch im Meerwasser nahe der Oberfläche, wo er sich an den schleimigen Zellwänden der Meeresalgen und überhaupt der Planktonvegetation massenhaft ansiedelt. Dieser Befund wurde durch weitere Forschungen bestätigt und das Vorkommen des Azotobacter auch in anderen salzreicheren Meeren (in der Nordsee, im Mittelländischen Meer u. s. w.) konstatiert. Desgleichen hat man auch in süßen Gewässern des Festlandes nach Azotobacter nicht vergebens gesucht; auch hier hat man ihn zumeist in Vergesellschaftung mit grünen und blaugrünen Algen gefunden. Aus allen diesen Tatsachen kann der Schluß gezogen werden, daß *Azotobacter chroococcum* ein in der Natur überaus, vielleicht sogar allgemein verbreiteter und mit Rücksicht auf die Verschiedenheit der Standortsverhältnisse seines Vorkommens ein wohl sehr anpassungsfähiger Organismus ist. Leider ist die Frage seiner Anpassungsfähigkeit an die äußeren Bedingungen des Lebens in den vorliegenden Untersuchungen kaum gestreift worden; was darüber zur Zeit bekannt ist, soll noch weiter unten zur Sprache kommen.

Mit der allgemeinen Verbreitung und der daraus logisch zu fordernden Anpassungsfähigkeit des *Azotobacter chroococcum* ist die Frage nach der Gattungs- und Speziesbegrenzung dieses Organismus eng verknüpft; auch die Frage nach der Rassen-, bezw. Varietätenbildung innerhalb des Speziesbegriffes hängt damit innig zusammen. Eine klare und sichere Antwort auf diese Fragen, welche von einschneidender Bedeutung sowohl für die Stellung des *Azotobacter* im System, als auch für das Verständnis der physiologischen Lebensäußerungen dieses Organismus sind, könnte nur auf Grund eingehender morphologisch-entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gegeben werden. In dieser Beziehung weisen leider die bisherigen Forschungen eine große Lücke auf — und man kann ruhigen Gewissens sagen, daß wir über die Morphologie und

Entwicklungsgeschichte des *Azotobacter chroococcum* kaum etwas mehr als dasjenige wissen, was Beijerinck in seiner grundlegenden ersten Publikation (1) darüber mitteilt. Freilich waren auch die Angaben Beijerinck's über diesen Gegenstand nicht nur ganz allgemein gehalten, aber auch ziemlich spärlich und nicht lückenlos. Er beschrieb einfach die in Roh- und Reinkulturen nebeneinander oder auch nacheinander auftretenden morphologischen Formen, ohne nachzuweisen, daß sie wirklich zueinander gehören, wie sich eine aus der anderen entwickelt und welche Rolle ihnen im Leben des Azotobacter zukommt. Es soll ihm jedoch deshalb an dieser Stelle kein Vorwurf gemacht werden, da der Zweck seiner grundlegenden Arbeit auf einem anderen Gebiete lag. Nach Beijerinck ist *Azotobacter chroococcum* in seinem Jugendstadium ein Stäbchen von 4 μ Breite und 5—7 μ Länge, welches im späteren Alter sich in winzige, mit dicken Schleimhüllen umgebene Kokken verwandelt, die schließlich nach Auflösung der Schleimhüllen sich zu sarcinaartigen Paketen vereinigen; letztere sind als Dauerformen zu betrachten, sind aber keine eigentlichen Sporen, da *Azotobacter* solche gar nicht erzeugt. Schließlich stellt Beijerinck für die neue Gattung *Azotobacter* zwei Arten auf: *A. chroococcum*, welche durch schwache Eigenbewegung im jugendlichen Stäbchenstadium, einzelne polare Geißeln, Bildung von sarcinaartigen Dauerformen und einem rotbraunen Pigment in den Dauerformenzellen charakterisiert wird, — und *A. agile*, durch größere Zellen, lebhafte Beweglichkeit, polare Geißelbüschel und Mangel von Dauerformen und Pigmentbildung von der ersteren Art unterschieden. Spätere Forschungen haben unsere Kenntnisse über die Morphologie des Azotobacter nur sehr wenig bereichert; manche von ihnen haben sogar den morphologischen Entwicklungskreis dieser Art bedeutend eingeengt. So hat Lipman (9) in Amerika aus den dortigen Böden mehrere Azotobacterformen gewonnen, von denen eine, die er mit dem Speziesnamen *A. vinelandii* belegte, zeitlebens nur in Sarcinaform wächst, und eine andere, als *A. Beijerinckii* bezeichnete, nur in aus kurzen, ovalen, kokkenförmigen Gliedern bestehenden Ketten auftritt. Noch weiter geht Hugo Fischer (2), welcher im normalen Entwicklungsgange des *Azotobacter chrooococcum* nur kugelige Formen beobachtete und ihn deshalb zu den Kugelbakterien oder Coccaceen stellte. Auch zahlreiche andere Forscher haben aus dem Erdboden Azotobacter-

formen isoliert, welche vorwiegend oder sogar ausschließlich in Kokkenform auftraten und Stäbchenformen nur ausnahmsweise oder gar nicht entwickelten. Sämtliche Forscher stimmen auch mit Beijerinck damit überein, daß die in Schleimhüllen eingebetteten Kokken eine regelmäßige, nie fehlende Erscheinung sind und zum normalen Entwicklungsgang des Azotobacter gehören. Die wichtige Frage, in welchem Verhältnis die aus verschiedenen Erdteilen und Standorten isolierten Azotobacterformen zueinander stehen, ob dieselben als distinkte Arten, oder vielmehr als Rassen, bezw. Anpassungsformen einer und derselben Art aufzufassen sind, haben Löhnis und Westermann (10) zu lösen versucht. Die umfangreichen, mit verschiedenen festen und flüssigen Nährsubstraten ausgeführten Versuche mit zusammen 21 Azotobacterstämmen (darunter 4 Originalstämme Beijerinck's von *A. chroococcum* und 1 Originalstamm von *A. agile* und mehrere Originalstämme Lipman's von *A. chroococcum*, *A. vinelandii* und *A. Beijerinckii*) führten jedoch zu keinem entscheidenden Urteil. Zwar haben die genannten Forscher keine scharfen Grenzen zwischen den einzelnen typischen Arten, resp. Stämmen finden können und konnten feststellen, daß dieselben durch zahlreiche atypische oder Übergangsformen miteinander verbunden sind, beobachteten auch manchmal, daß eine sich konstant vererbende Form auf einmal ohne nachweisbare Ursache in eine andere überschlägt, trotzdem wagten sie es nicht, die Berechtigung der von den verschiedenen Autoren aufgestellten Spezies ernstlich in Frage zu stellen, haben vielmehr die Zahl der Azotobacterspezies noch um eine neue, durch vollständigen Mangel von Stäbchenformen charakterisierte Art, *A. vitreum*, bereichert. Faßt man die Ergebnisse sämtlicher morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über *Azotobacter* zusammen, so ergibt sich, daß auf diesem Gebiete seit Beijerinck's erster Publikation kein Fortschritt, in gewissem Sinne eher sogar ein Rückschritt zu verzeichnen ist. Man hat zwar die schon von Beijerinck beobachteten Wuchsformen um etliche neue vermehrt und auf Grund dieser Wuchsformen neue Arten aufgestellt, sobald dieselben mit einer gewissen Regelmäßigkeit oder Konstanz zum Vorschein traten, es fehlt jedoch der strikte Nachweis, daß diese Wuchsformen konstante morphologische Merkmale besitzen und nicht Ernährungsmodifikationen oder Anpassungsformen an bestimmte äußere Bedingungen bilden. Auch ist von keinem der zahlreichen

Forscher, die sich mit diesen Fragen beschäftigten, ein ernstlicher Versuch gemacht worden, den genetischen Zusammenhang der verschiedenen Wuchsformen, unter welchen *Azotobacter* auftritt, zu erforschen und damit auch seine Morphologie auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage klarzulegen. Die natürliche Folge dieser Vernachlässigung ist, daß wir heutzutage zwar wissen, daß *Azotobacter* sehr variabel ist, aber die Grenzen dieser Variabilität im Bereiche des Gattungs- und Speziesbegriffes nicht kennen und daß wir uns ebenso über die Stellung dieser Gattung im System und über die Berechtigung der unterschiedenen Arten kein Urteil bilden können. Es ist auch einleuchtend und braucht nicht eines besonderen Beweises, daß diese Lücke in unseren Kenntnissen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des *Azotobacter* auch für die richtige Erkenntnis der physiologischen Erscheinungen seines Lebens von nachteiligen Folgen sein muß, ja diese Erkenntnis ungemein erschwert oder gar unmöglich macht, solange wir nicht wissen, in welchem Verhältnis die einzelnen Azotobacterformen zueinander stehen und ob die mit einer bestimmten Azotobacterform erhaltenen Resultate auch auf andere Formen übertragen werden können.

Das wichtige und mit der Morphologie der einzelligen Organismen so innig verknüpfte Gebiet der cytologischen Erscheinungen des Lebens ist in den vorliegenden Untersuchungen über *Azotobacter* kaum gestreift worden. Man findet nur zerstreute Angaben über die in den verschiedenen Wuchsformen auftretenden Einschlüsse, wie metachromatische Körnchen, Volutin-, Glykogen- und Fetttröpfchen, aber die meisten dieser Beobachtungen wurden nur *en passant* bei Gelegenheit anderer Untersuchungen gemacht. Über eine erst im letzten Jahre erschienene Publikation Em. Mencl's (11), welche sich ausschließlich mit cytologischen Fragen beschäftigt, sowie über die wenigen zerstreuten Angaben cytologischen Inhalts bei anderen Forschern soll im entsprechenden Abschnitt meiner eigenen Untersuchungen weiter unten gehandelt werden.

Viel zahlreicher, aber auch ausgiebiger in den Resultaten waren die physiologischen Untersuchungen über die Ernährungsweise des *Azotobacter chroococcum*. In erster Linie interessierte die schon von Beijerinck wahrgenommene Eigenschaft dieses Mikroben, den freien atmosphärischen Stickstoff zu binden und für den Ausbau seiner Leibessubstanz zu verwerten. Zwar hat Beijerinck in

einer späteren, zusammen mit seinem Schüler van Delden durchgeführten Arbeit (12) diese seine Ansicht dahin geändert, daß Azotobacter nur in Gemeinschaft mit anderen Mikroben die Fähigkeit erlangt, den atmosphärischen Stickstoff zu assimilieren, doch haben die fast gleichzeitig von Gerlach und Vogel (13) durchgeführten Versuche nachgewiesen, daß Azotobacter einer Mithilfe von anderen Mikroorganismen nicht bedarf, um seine Fähigkeit der Stickstoffbindung zur Geltung zu bringen. Auch andere Forscher, welche die Versuche von Beijerinck, bezw. von Gerlach und Vogel wiederholten, konnten die Resultate der letztgenannten Forscher bestätigen. Immerhin blieb die Frage noch weiter offen, ob die Mitwirkung anderer Mikroben für die Stickstoffbindungsfähigkeit des Azotobacter, wenn nicht unumgänglich notwendig, so doch wenigstens förderlich ist, denn die in Reinkulturen von Azotobacter erzielten Stickstoffgewinne standen hinter den in Roh-, bezw. Mischkulturen erlangten meistens sehr bedeutend zurück. Diese mit der Zeit und der Zahl der neuen Versuche sich immer mehr anhäufenden Widersprüche zu lösen, gelang es erst Krzemieniewski (14), welcher durch seine umfassenden, methodisch einwandfreien und sorgfältigst ausgeführten Versuche den strikten Beweis lieferte, daß Azotobacter in Reinkulturen, demnach für sich allein und ohne Mitwirkung anderer Organismen die gleichen oder sogar größere Mengen Luftstickstoff zu binden vermag, wenn ihm außer der nötigen Energiequelle und den mineralischen Nährsalzen Humussubstanzen des Bodens in entsprechender Form und entsprechender Menge geboten werden. Durch diese Entdeckung Krzemieniewski's fanden die in Rohkulturen, zu denen humose Erde als Impfmaterial benutzt wurde, festgestellten ansehnlichen Stickstoffgewinne ihre einfache und natürliche Erklärung. Krzemieniewski hat zugleich nachgewiesen, daß Humusstoffe dem Azotobacter weder als Kohlenstoffquelle, noch höchst wahrscheinlich als Stickstoffquelle dienen können, und hält es für wahrscheinlich, daß die Wirkungen des Humus entweder auf seinen Gehalt an mineralischen Bestandteilen oder vielleicht auf dessen physikalische Eigenschaften zurückzuführen sind. Schließlich spricht sich dieser Forscher auf Grund seiner Versuche und Beobachtungen dafür aus, daß Azotobacter je nach seiner Herkunft und Ernährungsweise physiologische Rassen bildet, die die Fähigkeit der Stickstoffbindung in verschiedenem Grade besitzen.

Die Entdeckung Krzemieniewski's, daß die Humusstoffe des Bodens die natürlichen Träger, bezw. Vermittler der Stickstoffbindungsfähigkeit des Azotobacter sind, führte logischerweise zum Aufwerfen der Frage, in welcher Weise dieselben wirken und an der Bindung des freien Stickstoffs durch Azotobacter sich beteiligen. Eine weitere Frage, die sich an diese Entdeckung knüpfte, war naturgemäß die, ob es auch andere Substanzen gibt, die in ähnlicher Weise wie die Humusstoffe wirken, bezw. letztere in ihren Wirkungen ersetzen können.

In bezug auf die erste der aufgeworfenen Fragen hat die Gemahlin des letztgenannten Forschers Frau Helene Krzemieniewska (15) einen sehr wichtigen, aber augenscheinlich wenig beachteten Beitrag geliefert. Sie stellte fest bei Gelegenheit ihrer ebenfalls mit viel Scharfsinn und Sorgfalt angestellten Versuche über den Bedarf des Azotobacters an mineralischen Nährstoffen, daß die in den Humussubstanzen (humussaures Natrium) enthaltenen Nährstoffe von Azotobacter zur Deckung seines Bedarfs an diesen Nährstoffen entweder gar nicht oder wenigstens nicht in nennenswerten Mengen herangezogen werden. Gleichzeitig wurde durch Frau Krzemieniewska der Beweis erbracht, daß entgegen den Versuchsergebnissen von Gerlach und Vogel (16), nach welchen nur Kalzium, Phosphorsäure und Schwefelsäure für die Ernährung des Azotobacter und seine Fähigkeit der Stickstoffbindung notwendig sein sollen, in erster Linie Kalium, in zweiter Linie auch Magnesium unentbehrlich sind. Auf Chlor und Eisen wurden die Versuche nicht ausgedehnt, doch meint die Verf., daß beide Stoffe entweder entbehrlich sind oder in solchen Spuren schon genügen, wie sie mit dem Impfmaterial oder mit den Reagenzien in die Nährlösungen gelangten. Entgegen diesen Befunden glaubte Kaserer (16) aus seinen Versuchen schließen zu müssen, daß Azotobacter und andere Bodenbakterien außer den sonstigen Mineralbestandteilen zu ihrer normalen Entwicklung noch Eisen- und Aluminium-, wahrscheinlich auch Manganverbindungen in größerer Menge in den Nährsubstraten vorfinden müssen, — und meint, daß der fördernde Einfluß der Humate auf die Entwicklung und Stickstoffbindung des Azotobacter durch deren Gehalt an diesen Stoffen bedingt wird. Zu anderen und in mancher Beziehung sehr interessanten Schlüssen gelangten Th. Remy und G. Rösing (17), welche sich die Aufgabe stellten, die Wirkungsweise der Humus-

stoffe auf die Entwicklung und Stickstoffbindung des Azotobacter zu erforschen. Übereinstimmend mit Krzemieniewki's Befunden stellten die genannten Forscher zuerst fest, daß die Wirkung der aus dem Boden gewonnenen Humate je nach der Art des Bodens und der Methode der Gewinnung sehr verschieden ist. — und ergänzten diese Befunde dahin, daß die fördernde Wirkung der Humate mit ihrem Gehalt an Eisen- und Silikatverbindungen steigt und fällt; dagegen scheinen Aluminiumverbindungen ganz wirkungslos zu sein und in größerer Menge eher einen hemmenden als fördernden Einfluß auszuüben. Die eigentlichen Träger der günstigen Wirkung von Humusstoffen auf Azotobacter sind die Eisenverbindungen, welche auch in Abwesenheit der Humate für sich allein die Stickstoffbindungsfähigkeit des Azotobacter beträchtlich steigern. Die durch Extrahierung mit Salzsäure ihrer Eisen- und Silikatverbindungen beraubten Bodenhumate sowie die künstlichen Humusstoffe des Handels (Birkacid und dergl.) erweisen sich als ebenso wirkungsvoll, wie die natürlichen Humate, sobald man ihnen Eisen in ausreichender Menge und in passender Form zusetzt. Als passendste Form des Eisens wurde Ferrohydroxyd, in Rohrzucker gelöst, dann Eisensilikat befunden. Daß Eisenverbindungen für sich allein oder in Verbindung mit Humussäure als Nährstoffe günstig wirken, ist nach Ansicht der Verfasser aus allgemeinen Erwägungen und mit Rücksicht auf die in Betracht kommenden Mengen des Eisens nicht anzunehmen; viel wahrscheinlicher ist es, daß dieselben mittelbar die Azotobacterentwicklung fördern; worauf jedoch diese indirekte Wirkung beruht, soll erst durch weitere Untersuchungen der Verf. aufgeklärt werden.

Ich habe die Resultate der Versuche von Remy und Rösing an dieser Stelle ausführlicher behandelt, weil dieselben nicht nur einiges Licht auf die Frage der Wirkungsweise von Humusstoffen verbreiten, sondern auch feststellen, daß es außer den organischen Humussubstanzen auch mineralische Substanzen, wie Eisenhydroxyd und Eisensilikat gibt, welche das Leben und Wirken des Azotobacter in gleichem Sinne fördernd beeinflussen. Somit wäre auch die an zweiter Stelle bezüglich der Wirkungsweise von Humusstoffen gestellte Frage, ob es auch Stoffe gibt, die in gleichem Sinne, wie Humussubstanzen wirken, bezw. dieselben ganz oder teilweise ersetzen können, im bejahenden Sinne entschieden. Als solche Stoffe können wir zur Zeit, nach den Untersuchungen von

Remy und Rösing, Eisenhydroxyd und Eisensilikat betrachten. Die Tatsache, daß Eisenhydroxyd in Zuckerlösung im gleichen Sinne, wie natürliche Humusstoffe wirkt, habe ich übrigens unabhängig von Remy und Rösing zu einer Zeit, als ich deren Publikation noch nicht kannte, feststellen können.

Betrachtet man nach dem Vorstehenden als feststehende Tatsache, daß Humusstoffe und Eisenhydroxyd in gelöster Form in gleicher Weise, wenn auch graduell verschieden auf Azotobacter wirken, so muß man in Anbetracht des Umstandes, daß Lösungen dieser beiden Körper kolloider Natur sind, die Frage aufwerfen, ob auch andere Kolloide die gleiche, wenn auch graduell verschiedene Wirkung ausüben. Dafür würde die von Remy und Rösing für Silikate beobachtete günstige Wirkung, dagegen die Wirkungslosigkeit oder gar hemmende Wirkung der Aluminiumverbindungen sprechen; doch ist aus den Versuchen der genannten Forscher nicht zu ersehen, ob die Wirkungslosigkeit der Aluminiumverbindungen nicht etwa auf die ungünstige Form der gebotenen Lösung (Natriumaluminat in NaOH gelöst) zurückzuführen wäre. Auch in der sonstigen Literatur über Azotobacter finden sich keine Anhaltspunkte zur Beurteilung dieser Frage.

Eine weitere Frage, die sich an die soeben diskutierte eng anschließt, ist, ob es auch andere mineralische oder organische Substanzen nicht kolloidaler Natur gibt, welche ähnlich den kolloidalen Humaten und dem kolloidalen Eisenhydroxyd in Zuckerlösung günstig auf die Entwicklung und Stickstoffbindung des Azotobacter wirken. Diese Frage muß auf Grund der vorliegenden Azotobacter-Literatur, wenigstens in bezug auf den kohlensauren Kalk, entschieden bejaht werden. Es ist eine allgemein bekannte und von zahlreichen Forschern zu wiederholten Malen festgestellte Tatsache, daß Azotobacter kalkreiche Böden bevorzugt und in kalkarmen sich auf den gekalkten Parzellen massenhaft ansiedelt und kräftig entwickelt. Diese Tatsache wurde zuerst von Hugo Fischer festgestellt, welcher in seiner schon oben zitierten Arbeit (2, S. 143) aus seinen Versuchen und Beobachtungen den Schluß zieht, „daß für die Bodenverhältnisse des Poppelsdorfer Versuchsfeldes ein Kalkgehalt von 0·1% die untere Grenze ist, bis zu welcher Azotobacter eine reichere Entwicklung finden und eine ausgiebige Tätigkeit entfalten kann; dagegen scheint für ihn eine obere Grenze des Kalkgehaltes nicht zu existieren“. In ähnlichem Sinne sprechen

sich auch spätere Forscher, wie Christensen (18), Krzemieniewski (4), Ph. Schneider (6) und a. über die fördernde Wirkung des Kalkgehaltes des Bodens auf Azotobacter aus. Auch in künstlichen Kulturen auf festen Substraten und in Nährlösungen hat man durch Zusatz von kohlensaurem Kalk sehr günstige Resultate nicht nur in der Vegetation, sondern auch in Stickstoffbindung erzielt. Bekanntlich wird der in Amerika mit Vorliebe für Azotobacterkulturen angewendeten Ashby'schen Nährlösung $CaCO_3$ im Ausmaß von 5 Gramm per Liter Wasser beigegeben und Omielański (19) ist in seinen Kulturen auf Agarnährböden bis zu 20 Gramm $CaCO_3$ per 1000 ccm Wasser gegangen und hat bei diesem Zusatz sehr günstige Resultate (in bezug auf Entwicklung und Pigmentbildung) erzielt. Remy und Rösing haben ebenfalls bei Zusatz von 10 Gramm $CaCO_3$ auf 100 ccm Mannitnährlösung sehr günstige Wirkung beobachtet und konnten für diese Kultur einen Stickstoffgewinn von 6·97 mg nachweisen, während die mit natürlichem Natriumhumat versetzte Parallelkultur einen solchen von 10·73 mg ergab. Daß es sich bei diesen Gaben von $CaCO_3$ nicht um seine Wirkungen als Nährstoff handeln kann, wie Christensen (5) meint, liegt auf der Hand, nachdem durch Frau Krzemieniewska (15) nachgewiesen wurde, daß schon ein Zusatz von 0·36 mg Ca pro 1 Gramm Glukose zur normalen Ernährung und zur ökonomischen Verwertung dieser Energiequelle für die Stickstoffbindung ausreicht. Ebenso kann der von Remy und Rösing konstatierte namhafte Stickstoffgewinn von 6·97 mg bei Zusatz von 10 Gramm $CaCO_3$ nicht auf die Verunreinigung des angewendeten kohlensauren Kalks mit Eisenverbindungen zurückgeführt werden, womit die beiden Forscher die Sache als abgetan betrachteten, wenn man bedenkt, daß Eisenverbindungen in der günstigsten Form als Eisenhydroxyd in Zuckerlösung erst bei einer Gabe von 15 mg einen Stickstoffgewinn von 7·88 mg lieferten, und nicht kolloide Eisenverbindungen sich als wenig wirksam oder unwirksam erwiesen. Somit kann es keinem Zweifel unterliegen, daß auch der kohlensaure Kalk analog den Humusstoffen und Eisenhydroxydlösungen für sich allein einen günstigen Einfluß auf die Entwicklung und Stickstoffbindung des Azotobacter ausübt. Freilich bleibt dabei, wie bei den kolloid löslichen Humusstoffen und Eisenverbindungen noch die Frage offen, worauf diese günstige Wirkung beruht.

Ob es noch andere nicht kolloidale Stoffe in den natürlichen Wohnstätten des Azotobacter, d. h. im Boden und in den Gewässern gibt, die im gleichen Sinne auf Azotobacter wirken können, darüber finden sich in der mir bekannten Literatur weder präzise Angaben, noch irgend welche greifbare Anhaltspunkte. Es mag nur erwähnt werden, daß Christensen in seiner neuen Publikation (18) beiläufig bemerkt, daß der kohlensaure Kalk durch kohlensaure Magnesia ersetzt werden kann, doch bringt er für diese seine Behauptung keine auf Versuchsergebnisse und Zahlen basierten Beweise und es ist aus dem Zusammenhange auch nicht zu entnehmen, ob es sich um direkte Nährwirkungen oder um andere indirekte Wirkungen der kohlensauren Magnesia handelt. Auch Schneider (6) hat die günstige Wirkung der kohlensauren Magnesia auf die Stickstoffbindung des Bodens beobachtet, aber ebenfalls keine methodischen Versuche über die Wirkungsweise dieses Stoffes angestellt.

Andere Untersuchungen stellten sich die Aufgabe, die bei der Stickstoffbindung des Azotobacter im Nährboden stattfindenden stofflichen Veränderungen und im Zusammenhang damit den Verbrauch an Sauerstoff und die Art und Menge der ausgeschiedenen Gase zu erforschen, um dadurch ein möglichst genaues Bild des Stoffwechsels, bezw. der bei der Entwicklung des Azotobacter sich abspielenden Ernährungs- und Umsetzungsprozesse zu erlangen. Auch hier waren grundlegend und ausschlaggebend für den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von Azotobacter die Arbeiten von Krzemieniewski, welcher übereinstimmend mit Beijerinck's Beobachtungen und Angaben den Beweis erbrachte, daß Azotobacter ein ausgesprochener Aerob ist, bei Luftabschluß sich gar nicht entwickelt, geschweige denn irgend welche Gärung oder andere Zersetzungen im Nährsubstrat hervorbringt und als einziges Produkt des Gasaustausches nur Kohlendioxyd ausscheidet, wobei das Verhältnis des ausgeschiedenen Kohlendioxyds zum verbrauchten Sauerstoff sich der Einheit nähert. Je größer die Stickstoffbindung, desto höher ist auch sein Verbrauch an Sauerstoff und desto größer auch die Menge des ausgeschiedenen CO_2. Eine Ausscheidung von Wasserstoff oder eine Bildung von Alkohol und organischen Säuren (Ameisen-, Essig-, Milch-, Buttersäure), wie dies von Stoklasa (20) behauptet wurde, findet in Reinkulturen von Azotobacter nicht statt; die dem Azotobacter als Energiequelle dar-

gebotenen Kohlenstoffverbindungen werden zum größten Teil zur Unterhaltung des Atmungsprozesses, zum anderen Teil zum Aufbau der eigenen Leibessubstanz verwendet. Auch diese Resultate wurden durch Untersuchungen anderer Forscher vollauf bestätigt.

Mit Rücksicht auf das starke Sauerstoffbedürfnis des Azotobacter wären Versuche über den Einfluß der Sauerstofftension auf die Entwicklung und Stickstoffbindung dieses Organismus von Interesse gewesen; doch sind solche Versuche, welche vielleicht einen Einblick in die Art und Weise der günstigen Einwirkung von Humusstoffen und anderen Substanzen gewähren möchten, meines Wissens von niemand noch ausgeführt worden. Nur Omielański (19) versuchte, den Azotobacter in reiner Sauerstoffatmosphäre zu züchten und fand, wie auch nicht anders zu erwarten war, daß der reine Sauerstoff seine Entwicklung hemmt und sein Leben vernichtet.

Somit wären wir mit der Übersicht der wichtigsten Arbeiten auf dem Gebiete der Azotobacterforschung sowie mit den Problemen, die sich aus den Resultaten dieser Arbeiten für die weitere Forschung ergeben, am Ende angelangt. Bezüglich dieser Probleme bemerke ich noch, daß ich bloß die zunächst liegenden und aus den beobachteten Tatsachen und festgestellten Befunden sich unmittelbar ergebenden Fragen ins Auge gefaßt habe, deren Lösung zum richtigen Verständnis sowohl der Einzelerscheinungen, als auch des inneren kausalen Zusammenhanges zwischen diesen Erscheinungen wünschenswert und nutzbringend wäre. Ich gehe nun zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen über.

II. Eigene Untersuchungen und deren Methoden.

Ich bin an die Untersuchungen von *Azotobacter chroococcum* ursprünglich mit der Absicht herangetreten, um nach einer langen Reihe von Jahren, wo ich auf einem anderen Arbeitsgebiete tätig gewesen war, mich über die in der Zwischenzeit neu entdeckten und besonders interessanten Formen der Bakterien zu informieren, und es war nicht meine Absicht, diese Bakterie zum Gegenstand eines eingehenden Studiums zu machen. Allein schon die ersten orientierenden Beobachtungen und Versuche, die ich an und mit Azotobacter anstellte, ließen gewisse Zweifel in mir aufsteigen über dasjenige, was ich in der Literatur gefunden und gelesen habe. So oft ich

aber diese Zweifel durch neue Beobachtungen und Wiederholung der Versuche zu beseitigen suchte, fand ich wieder dasselbe und stieß auf neue Erscheinungen und Tatsachen, die mit den zur Zeit geltenden Anschauungen und Behauptungen nicht in Einklang zu bringen waren. So wurde ich gegen meine ursprüngliche Absicht in den Kreis dieser Untersuchungen hineingezogen, da mit jedem Versuche und mit jeder neuen festgestellten Tatsache sich neue Gesichtspunkte, neue Ausblicke und neue Wege zur Erforschung seines Wesens und seiner wahren Natur eröffneten. Als Landwirt interessierten mich vor allem die Stickstoffbindungsfähigkeit des Azotobacter und die näheren Bedingungen, unter welchen er diese Fähigkeit entwickelt; als Botaniker sah ich besonders die großen Lücken, die in unseren Kenntnissen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des *Azotobacter* in der Wissenschaft auszufüllen waren. Es war mir auch klar, daß ein richtiges Erfassen und ein tieferes Eindringen in die verwickelten und chemisch trotz aller Erklärungsversuche nicht definierbaren Prozesse der Stickstoffbindung seitens des Azotobacter erst dann möglich sein wird, wenn es gelingt sicherzustellen, in welchem Lebensstadium er diese Fähigkeit entwickelt, wie seine Zellen alsdann beschaffen sind und durch welche Eigenschaften sich dieselben sowohl der äußeren Form nach, als auch in bezug auf die innere Struktur und den Zellinhalt auszeichnen. Tatsächlich haben mich schon die ersten Untersuchungen belehrt, daß die humushaltigen und stark assimilierenden Azotobacterkulturen ein ganz anderes Bild gewähren, als unter entgegengesetzten Verhältnissen. Daraus ergab sich, abgesehen von rein botanisch-wissenschaftlichem Interesse, die Notwendigkeit, den morphologischen Entwicklungsgang des *Azotobacter* in allen seinen Phasen und Modifikationen zu verfolgen und möglichst allseitig kennen zu lernen. Im Laufe dieser morphologischen Untersuchungen bin ich auf Strukturen und andere Erscheinungen in den Azotobacterzellen gestoßen, welche die definitive Lösung der vielfach umstrittenen Frage des Vorhandenseins oder Fehlens eines Zellkerns bezw. Zellkernäquivalents in Aussicht stellten. So geschah es, daß die anfänglich rein morphologischen Untersuchungen auch auf das cytologische Gebiet ausgedehnt werden mußten. Die Vielgestaltigkeit des Azotobacter und die Mannigfaltigkeit der Bilder, welche seine Kulturen je nach den äußeren Lebensbedingungen zeigen, nicht minder die zuweilen ganz unvermittelt und jäh eintretende Ver-

änderlichkeit des Vegetationsbildes unter verschiedenen, aber auch unter gleichen Ernährungs- und sonstigen Bedingungen veranlaßten mich, auch die Frage der Rassenbildung und der Arteneinheit oder Artenverschiedenheit der morphologisch differenzierten Azotobacterformen in den Kreis der Untersuchungen einzubeziehen. Da auch die physiologischen Fragen der Ernährung und Stickstoffbindung nicht außer acht gelassen werden konnten, so erweiterte sich das Untersuchungsgebiet immer mehr und mehr und ging über die anfangs gesteckten Ziele weit hinaus. Die Probleme, deren Lösung für die Erkenntnis der wahren Natur des Azotobacter mir wichtig oder nutzbringend erschien, wurden zum Teil im einleitenden Kapitel bei der Übersicht der Literatur skizziert; andere Probleme drängten sich im Laufe der Untersuchungen von selbst auf. Selbstverständlich konnten nicht alle diese Probleme gleichmäßig behandelt und zur endgültigen Lösung gebracht werden; immerhin förderten die angestellten Versuche und Beobachtungen manche Tatsachen zutage, die als Anhaltspunkte und Wegweiser für weitere Untersuchungen förderlich sein können, weshalb sie auch an entsprechender Stelle kurz erwähnt werden sollen. Dies scheint mir um so mehr angezeigt zu sein, als in dieser Publikation die verschiedenen Lebenserscheinungen des Azotobacter, wie sie in der morphologischen Gestaltung der Zelle, ihrer inneren Struktur und physiologischen Eigenschaften zum Ausdruck kommen, im kausalen Zusammenhange untereinander und in bezug auf die äußeren Faktoren dargestellt werden sollen — und der erste Versuch gemacht werden soll, die durch frühere und meine eigenen Untersuchungen festgestellten Tatsachen von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zu behandeln und dem Verständnis näher zu bringen.

Bezüglich der Methoden, deren ich mich bei diesen Untersuchungen bedient habe, ist im allgemeinen so viel zu sagen, daß dieselben der Natur der zu lösenden und auf verschiedene Forschungsgebiete sich erstreckenden Fragen angepaßt waren; sie sollen in den weiteren Kapiteln über Morphologie, Cytologie, Physiologie und Biologie, soweit erforderlich, des Näheren mitgeteilt werden. An dieser Stelle mag nur über den Gang der Untersuchungen, die angewandten Nährmedien und drgl. kurz referiert werden.

Den Gegenstand der Untersuchungen bildeten zwei Stämme des *A. chroococcum*, von denen der eine im Jahre 1906 aus dem Boden des Versuchsfeldes des hiesigen landwirtschaftlichen Studiums von

Krzemieniewski isoliert und seit dieser Zeit durch Überimpfungen auf frischen Agarnährboden im agrikulturchemischen Institut der hiesigen Universität in Reinkultur fortgezüchtet wurde. Der zweite Stamm wurde von mir aus der Gartenerde des neuen landwirtschaftlichen Instituts isoliert. Beide Stämme, welche sich durch Bildung eines braunschwarzen, in ältern, üppigen Kulturen beinahe pechschwarzen Pigments auszeichnen, erwiesen sich in Kulturen auf gleichen Nährböden und unter gleichen Bedingungen beinahe identisch; jedenfalls sind die Unterschiede zwischen ihnen verschwindend klein gegenüber jenen Veränderungen und Abweichungen, welche jede von ihnen unter dem Wechsel der äußeren Faktoren, namentlich aber der Ernährungsbedingungen, erleidet.

Diese beiden Formen wurden teils in Nährlösungen, teils auf festem Agarnährboden gezüchtet. Für physiologische Versuche wurden ausschließlich Nährlösungen von verschiedener Zusammensetzung mit und ohne Zusatz von Kolloid- und anderen, durch hohe Ab- und Adsorptionskraft sich auszeichnenden Substanzen, für morphologische und biologische Untersuchungen sowohl flüssige als auch feste Nährböden mit und ohne diese Zusätze verwendet. Bei den ersten orientierenden Kulturen kamen Beijerinck'sche Mannitlösung und Mannitagar, Glukoselösung und Glukoseagar von Gerlach und Vogel, zum Teil auch Nährböden anderer Forscher in Anwendung; später wurde sowohl für Vorversuche als auch für Hauptversuche, für flüssige und feste Nährböden eine Grundlösung von folgender Zusammensetzung verwendet:

Aq. dest.			1000·00	cm^3
Glukose			15·00	g
$CaHPO_4 . 2H_2O$ . . .	0·40	bis	0·50	„
K_2HPO_4	0·02	„	0·05	„
K_2SO_4	0·25	„	0·50	„
$MgSO_4 . 7H_2O$ . .			0·10	„
NaCl			0·10	„

Die vollen Gaben an Nährsalzen wurden für Nährlösungen, die kleineren Gaben für Agarnährböden in Anwendung gebracht. Außerdem wurden den Nährlösungen pro Liter 10 Tropfen einer 10%-igen Lösung von Eisenchlorid zugesetzt; bei Agarnährböden kam dieser Zusatz in Wegfall, da auch das sorgfältigst gereinigte

Agar-Agar genügende Mengen von Eisenverbindungen enthält. Agarnährböden bereitete ich in der Weise, daß das abgewogene Agar-Agar nach Abspülung der oberflächlich anhaftenden Verunreinigungen mit destilliertem Wasser in einen aus dichter Mousselingaze verfertigten Sack eingebracht und in großen Mengen destillierten Wassers 30—36 Stunden lang gequollen wurde. Nach dieser Zeit wurde das Agar nach Abtropfenlassen des im Sack enthaltenen freien Wassers in ein zuvor abgewogenes, großes Becherglas eingeschüttet und mit soviel destilliertem Wasser aufgefüllt, daß die Menge des letzteren $^{3}/_{4}$ der zu verwendenden Gesamtmenge ausmachte, sodann in den Dampftopf gestellt und nach erfolgter Auflösung filtriert. Zum klaren Filtrat wurden schließlich die im restlichen Wasser besonders für sich aufgelösten Nährsalze und Glukose hinzugefügt und das Ganze im Dampftopfe sterilisiert. Dieser in größerer Menge zubereitete Agarnährboden wurde alsdann auf kleinere Kolben verteilt, zu denen alsdann in erforderlichen Mengen die verschiedenen Substanzen zugesetzt wurden, deren physiologische Wirkungen auf Azotobacter geprüft werden sollten — und hierauf von neuem im Dampftopf sterilisiert.

Zur Impfung der Kulturen verwendete ich in der Regel Sporenmaterial; waren dieselben in dem Impfmaterial nicht vorhanden und handelte es sich darum, die physiologischen und morphologischen Eigenschaften einer asporogenen Form in den verschiedenen Nährsubstraten zu prüfen, so impfte ich mit diesem Material im Vegetationsstadium desselben oder nach Abschluß der Vegetation. Die Impfung geschah durchwegs durch Übertragung einer minimalen Menge des Impfmaterials, und zwar derjenigen Menge, welche durch Eintauchen der Spitze eines Platindrahtes oder Platinöse an derselben haften blieb; nur in solchen Fällen, wo das Impfmaterial einer erst im Anfangsstadium der Entwicklung befindlichen Kultur entnommen wurde, benutzte ich zur Impfung in eine feine Spitze ausgezogene Pipetten, womit ein kleiner Tropfen Kulturflüssigkeit in die neue Kultur eingebracht wurde. Diese Impfmethode hatte zwar den Nachteil, daß die anfängliche Entwicklung unter Umständen sich stark verlangsamte und die Zeitdauer der Versuche mehr oder weniger verlängert werden mußte, [illegible] aber den für das angestrebte Ziel sehr wichtigen Vorteil, daß die Wirkung der verschiedenen geprüften Substanzen auf die Entwicklung des Azotobacter deutlicher zutage trat und genauer, nament

lich in morphologischer und cytologischer Beziehung, geprüft und verfolgt werden konnte.

Daß sämtliche Impfungen, Übertragungen, Probenahmen zur mikroskopischen Untersuchung nach den in der modernen Bakteriologie üblichen Grundsätzen und bewährten Methoden ausgeführt wurden, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden. Auch die Zubereitung der Nährböden geschah mit der größtmöglichen Sorgfalt und Genauigkeit; für mehrere Versuche, wo daran gelegen war, kamen umkristallisierte Nährsalze und mit hypermangansaurem Kali versetztes und nochmals abdestilliertes Wasser zur Verwendung. Bei physiologischen Versuchen von prinzipieller Bedeutung, in denen die Wirkung bestimmter Substanzen nicht nur auf die Ernährung und Stickstoffbindung, sondern auch auf die morphologische Gestaltung der Azotobactervegetation geprüft werden sollte, wurden neben den großen Kulturkolben parallel kleinere, mit derselben Nährlösung versetzte und mit demselben Material geimpfte Kulturkolben angesetzt und neben den eigentlichen Versuchskolben gestellt; diese kleinen Kolben dienten zur Entnahme von Proben zur mikroskopischen Untersuchung und Anfertigung von Präparaten, um die Versuchskolben nicht öffnen zu müssen und der Gefahr einer zufälligen Infektion nicht auszusetzen. Im großen und ganzen hatte ich bei meinen Versuchen keine Mißerfolge zu verzeichnen. Schon Vorversuche, bei deren Anstellung übrigens die gleiche Sorgfalt beobachtet wurde, ergaben ein befriedigendes und mit den Hauptversuchen übereinstimmendes Resultat. Auch zufällige Verunreinigungen, wie solche bei Bakterienkulturen unvermeidlich sind, kamen nur äußerst selten und vereinzelt vor, selbst in solchen Kulturen, aus denen zu wiederholten Malen Proben zur mikroskopischen Untersuchung oder anderer Behandlung entnommen wurden. Freilich ist dieses günstige Resultat zum Teil auf die Zusammensetzung der angewandten Nährmedien zurückzuführen, welche für die meisten der gewöhnlichen und verbreitesten Bakterien keinen günstigen Nährboden bilden.

Die Reinheit der Kulturen wurde durch mikroskopische Untersuchungen, Überimpfungen auf Agarnährboden und Plattengießkulturen kontroliert.

III. Morphologie im allgemeinen.

Geschichtliches und Allgemeines. Sämtliche Forscher, welche die morphologische Entwicklung des *Azotobacter chroococcum* studierten, heben die außerordentliche Vielgestaltigkeit und Veränderlichkeit dieser Bakterie hervor. Es wurden schon im einleitenden Kapitel die Hauptformen erwähnt, unter welchen Azotobacter laut vorliegenden Beobachtungen auftreten soll; auch habe ich dort auf die zahlreichen Widersprüche hingewiesen, die sich aus den Befunden verschiedener Forscher für die Morphologie des Azotobacter ergeben. Während Beijerinck und die meisten seiner Nachfolger kurzgegliederte, einfache oder Doppelstäbchen für die Jugendzustände des Azotobacter angeben, hat Hugo Fischer überhaupt keine Stäbchen im normalen Entwicklungsgange des Azotobacter beobachtet und ist geneigt anzunehmen, daß Stäbchenformen nur in absterbenden Kulturen als Involutionsformen in Erscheinung treten. Löhnis und Pillai (21) haben ebenfalls in ihrem aus dem Boden der Umgebung von Leipzig isolierten Stamme keine Stäbchenformen beobachtet und erstgenannter Forscher hat sogar in einer späteren, gemeinschaftlich mit Westermann ausgeführten Arbeit (10) auf Grund dieser Eigenschaft diesen seinen Stamm als eine besondere Spezies, *A. vitreum*, vom *A. chroococcum* abgetrennt. Andererseits werden von sämtlichen Forschern kugelige oder Kokkenformen als eine regelmäßige und nie fehlende Erscheinung der morphologischen Entwicklung des Azotobacter bezeichnet, woraus geschlossen werden könnte, daß diese Form die Normalform unserer Bakterie darstellt. Aus der Literatur ist weiter zu entnehmen, daß die Kokkenformen anfangs als Einzelkokken oder zumeist als Diplokokken auftreten, in späteren Stadien aber entweder zu *Streptococcus*-artigen Ketten oder zu *Sarcina*-artigen Paketen oder Verbänden von regelmäßiger oder unregelmäßiger Gestalt auswachsen. Nach Beijerinck (1, S. 581), H. Fischer (2, S. 136), Krzemieniewski (14, S. 938) u. a. geht der Ausbildung der Sarcinaformen eine starke Verschleimung der Zellmembranen voraus, wodurch die Kokken sich in dicke, durch Methylenblau sichtbar werdende Schleimhüllen einkapseln und in diesem Zustand sich durch Teilungen nach allen drei Richtungen des Raumes vermehren, wodurch eben die Sarcinaformen zustande kommen. Aus dieser Darstellung würde sich der Schluß ergeben, daß die mit Schleim-

hüllen umgebenen Kolonien ebenfalls zu den normalen Entwicklungsformen des Azotobacter gehören. Beijerinck und Krzemieniewski sprechen sich direkt in diesem Sinne aus, während H. Fischer zwar an einer Stelle sagt, daß „im Streptokokkuszustand die Gallerthülle fast vollständig fehlt“, aber einige Zeilen weiter zu beweisen sucht, wie die in Schleimkapseln eingehüllten Sarcinapakete aus den Streptokokkusketten sich heraus entwickeln. Nach den zuletzt genannten drei Forschern, welche die Morphologie des Azotobacter noch am eingehendsten studiert haben, geht die weitere Entwicklung in der Weise vor sich, daß die Sarcinaformen ihrer Schleimhüllen verlustig werden (auf welche Weise, wird nicht gesagt), sich mit einer derberen, durch Einlagerung von braunem Pigment gefärbten und mit Anilinfarbstoffen sich intensiv färbenden Membran umhüllen und so zu Dauerformen werden. H. Fischer bezeichnet dieselben direkt als Sporen und meint, daß die ganze Zelle ohne Abwerfung der Mutterzellmembran zur Spore wird. Nach demselben Forscher keimen die Sporen, in frische Nährlösung gebracht, aus, ohne eine Sporenmembran abzuwerfen. Dagegen hat Krzemieniewski das Ausschlüpfen des Azotobacterkeimlings aus einer Membran direkt beobachtet und durch Zeichnungen und photographische Reproduktion veranschaulicht. Nach diesem Forscher geht die Keimung in der Weise vor sich, daß die Sporenmembran an einem Ende weit gesprengt wird und durch die so entstandene Öffnung der junge Keimling in Form eines kurzen Stäbchens herauswächst, welches sich alsbald durch Teilungen in ebensolche kurzgliederige und zumeist zu Doppelstäbchen vereinigte Stäbchen spaltet. Krzemieniewski erwähnt noch, daß er zu seinen Keimungsversuchen „Material von den braunen, jedoch noch nicht eintrocknenden Kolonien“ entnommen hat, was insofern zu beachten ist, als in diesem Entwicklungszustand noch keine reifen Sporen, sondern nur Vorstufen derselben in den Kolonien anzutreffen sind.

Bezüglich der äußeren makroskopischen Merkmale, welche Azotobacter-Vegetationen zuerst in flüssigen Nährböden bieten, stimmen sämtliche Forscher darin überein, daß in Nährlösungen zuerst eine mehr oder weniger starke Trübung bemerkbar wird, worauf sich in 24—48 Stunden auf der Oberfläche eine treibende Haut bildet, welche mit der Zeit immer stärker wird und sich zuletzt in eine dicke, kompakte, schleimige Kahmhaut verwandelt. Diese

Kahmhaut soll für Azotobacter-Vegetationen besonders charakteristisch sein und ihre Dicke und Mächtigkeit einen Maßstab für die Kräftigkeit und Üppigkeit seiner Entwicklung abgeben. Auf festem Agarnährboden entwickelt *Azotobacter chroococcum* schleimige, schmutzig weiße, kleisterartige Kolonien, welche rasch an Größe zunehmen und dann eine konzentrische Schichtung nebst radiärer Streifung zeigen; diese in älteren Kolonien regelmäßig auftretenden Zeichnungen sollen nach Krzemieniewski (14, S. 938) mit der Verschleimung der Zellmembranen und Ausbildung der Schleimhüllenkolonien im Zusammenhang stehen. Mit dem Alter der Kolonien und der Ausbildung von Sarcinaformen nehmen dieselben eine aschgraue, später eine braune bis schwarzbraune Farbe an, womit die Entwicklung der Kolonien ihren Abschluß erreicht. Doch kommen nicht selten auch Fälle vor, wo die Kolonien sich gar nicht verfärben, wie dies von Löhnis und Westermann und von Omielański (a. a. O.) beobachtet und als spontane Variation, die sich weiterhin konstant erhält, gedeutet wurde. Beijerinck (12) hat ebenfalls eine solche Variation beobachtet, und zwar innerhalb einer einzelnen Kolonie, welche dann „ein scheckiges, aus dunklen und weißen Streifen zusammengesetztes Bild bietet".

Faßt man das Fazit unserer Kenntnisse über die Morphologie des *A. chroococcum* zusammen, so kommt man auf Grund derzeitiger Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die Kugel- oder Kokkusform die eigentliche Grund- oder Normalform unserer Bakterie ist, indem dieselbe in allen möglichen Variationen (als Einzel-, Diplo- und Streptokokken, ferner als *Micrococcus* und *Sarcina*) regelmäßig und ausnahmslos in die Erscheinung tritt, während die Stäbchenform nur in den allerersten Stadien der Entwicklung und selbst in diesen Stadien nicht immer beobachtet wird; letztere müßte demnach bloß als eine unter besonderen Umständen auftretende Variation der normalen Kokkusform aufzufassen sein. Ich werde weiter unten in dieser Arbeit beweisen, daß gerade das Entgegensetzte der Fall ist, in dem Sinne nämlich, daß bei normaler und üppiger Entwicklung die Stäbchenform die vorherrschende ist, gegen welche die erst im späteren Lebensstadium auftretende Kokkusform sehr stark zurücktritt. Es wird sich weiterhin auch zeigen, daß die in der Wissenschaft zur Zeit herrschenden Ansichten über die Schwärmfähigkeit und Begeißelung unserer

Bakterie sowie über die Erscheinungen der Kahmhautbildung zum Teil auf falschen Voraussetzungen, zum andern Teil auf unzureichenden oder irrigen Beobachtungen beruht.

Bevor ich jedoch auf dieses Thema eingehe, scheint es mir notwendig zu sein, einige Worte darüber zu verlieren, was wir unter einer normalen Entwicklung der Bakterien zu verstehen haben. Die Frage ist — meines Erachtens — leicht zu beantworten. Bei den hoch organisierten Pflanzen und Tieren überwiegt im Individualleben des Organismus der vegetative Zustand der Ernährung und des Wachstums über den fruktifikativen der Vermehrung und Zeugung, welcher erst in einem späteren, als Reife bezeichneten Lebensstadium erreicht wird und oft, wenn auch nicht immer, den Abschluß des Individuallebens bildet. Ähnliches beobachten wir bei den niedrig organisierten, aber noch aus mehr oder weniger zahlreichen Zellkomplexen bestehenden Organismen. Bei den einzelligen Organismen, zu welchen die Bakterien gehören, sind die vegetativen und fruktifikativen Zustände des Lebens auf eine einzelne Zelle beschränkt, welche sich ernährt und durch Wachstum vergrößert, dann aber durch Teilung in neue Individuen spaltet; diese Art der Vermehrung wird jedoch als vegetative Vermehrung von der im späteren Alter auftretenden fruktifikativen Zeugung, bei welcher Ernährung und Wachstum der Zellen entweder ganz aufhören oder wenigstens stark zurücktreten und besondere Fruktifikationsorgane (Sporen) ausgebildet werden, unterschieden. Wendet man diesen normalen Entwicklungsgang der Bakterien auf *Azotobacter* an, so kann nur diejenige Entwicklung unseres Mikroben als normal bezeichnet werden, bei welcher die vegetativen Lebensformen über die fruktifikativen überwiegen; findet das Gegenteil statt und gehen die Zellen schon in den Anfangsstadien des Lebens in Fruktifikation über, so ist anzunehmen, wie dies auch in ähnlichen Fällen für andere Bakterien geschieht, daß irgend welche ungünstige Einflüsse die normale Entwicklung hemmen und die Erscheinungen der frühen Reife und beschleunigten Sporulation herbeiführen.

Von diesem Gesichtspunkte aus werde ich mich in der nachfolgenden Darstellung der morphologischen Entwicklung des *A. chroococcum* leiten lassen. Ich werde zuerst die Morphologie des Azotobacter im allgemeinen nach den äußeren Merkmalen der Vegetationsbilder, welche unter dem Wechsel verschiedener Agenzien

zustande kommen, zur Darstellung bringen und dann im speziellen Teil die vegetativen und Fruktifikationsformen, die Sporenbildung und Sporenkeimung und zum Schluß die sogenannten Involutions- und Regenerationsformen eingehend behandeln. An diese Darstellung werden sich naturgemäß die cytologischen Begleiterscheinungen, welche mit der morphologischen Gestaltung Hand in Hand gehen und letztere wesentlich beeinflussen, anreihen; praktische Rücksichten bestimmen mich jedoch, die cytologischen Lebenserscheinungen im morphologischen Teile auf das Notwendigste zu beschränken, um dieselben in einem weiteren Abschnitt ausführlich und einheitlich zur Sprache zu bringen. Im zweiten Teil dieser Arbeit werden die biologischen Fragen der Variation und Rassenbildung, der Einheit oder Verschiedenheit der Arten, dann die Physiologie der Ernährung insbesondere mit bezug auf die Stickstoffbindungsfähigkeit und die Kräfte, durch welche diese Fähigkeit erlangt wird, und zum Schluß allgemeine Betrachtungen über die Stellung des Azotobacter im System und andere Probleme allgemeiner Natur zur Erörterung gelangen.

Methodik der morphologischen Untersuchungen.

Die Morphologie des *Az. chroococcum* wurde sowohl in gewöhnlichen Kulturen in Nährlösungen und auf festem Nährboden, als auch insbesondere in Tropfenkulturen in der feuchten Kammer direkt unter dem Mikroskop verfolgt. Die Kulturen im großen, welche mit den im II. Kapitel angegebenen Nährmedien und mit den weiter unten zu erwähnenden Zusätzen angestellt wurden, hatten den Zweck, über die Veränderlichkeit der Gestaltung unter dem Einfluß von verschiedenen Agenzien und über das Ausmaß und die Grenzen dieser Veränderlichkeit Aufschluß zu geben. Die eigentlichen morphologischen Studien, durch welche die einzelnen Phasen der Entwicklung in ihrem Zusammenhange und ihrer Aufeinanderfolge lückenlos erschlossen werden sollten und erschlossen wurden, sind in Tropfenkulturen durchgeführt worden. Gewöhnlich ging einer jeden Tropfenkultur eine in kleinen Erlenmeyerkolben mit der gleichen Nährlösung angestellte, gewöhnliche Kultur voran, welcher von Zeit zu Zeit Proben zur orientierenden mikroskopischen Untersuchung entnommen wurden. In anderen Fällen, wo die Anlegung solcher Vorkulturen unterblieb, wurden wenigstens

die zur Herstellung von Tropfenkulturen benutzten Uhrgläser mit den beimpften Nährlösungen unmittelbar darauf in eine feucht gehaltene und vor Verdunstung geschützte Glasschale gelegt und mit dieser in den Thermostaten gestellt, um die sich hier entwickelnde Vegetation mit derjenigen der Tropfenkultur in Vergleich ziehen zu können. Handelte es sich darum, die morphologischen und cytologischen Details der direkten mikroskopischen Beobachtung durch Färbemethoden oder mikrochemische Reaktionen zu überprüfen, so wurde die Kultur in der feuchten Kammer im entsprechenden Moment abgebrochen und die ganze Kultur zu Tinktionen u. dgl. verwendet. Selbstverständlich wurden auch Präparate aus den Parallelkulturen mit denselben Färbungsmethoden angefertigt, doch lieferten solche Präparate im allgemeinen weniger instruktive Bilder schon aus dem einfachen Grunde, weil in solchen Kulturen die geprüften Entwicklungsstadien nicht immer in der erforderlichen Zahl und Ausbildung vorhanden waren.

Als Impfmaterial habe ich zumeist Sporen aus Agarkulturen verschiedenen Alters, später auch vegetative, fruktifikative und Involutionsformen für die Tropfenkulturen benutzt. Die mit Sporen besäten Kulturen bieten der Vorteil, daß — günstige Bedingungen vorausgesetzt — die ganze Entwicklung von Spore zu Spore in einem Versuche verfolgt und erschlossen werden kann; da jedoch Sporen in der feuchten Kammer nicht immer oder erst nach vielen Stunden auskeimen, so sind Mißerfolge mit Sporenmaterial viel häufiger, als bei Verwendung von entwicklungsfähigen, vegetativen oder fruktifikativen Zuständen, die sich auch an etwaige neue Nährmedien leichter und schneller anpassen.

Um anderen Forschern die Nachprüfung der im Nachstehenden mitgeteilten Ergebnisse zu erleichtern, will ich noch kurz über die von mir befolgte Methode der Tropfenkulturen berichten. Nach vielen mit verschiedenen Systemen von feuchten Kammern fehlgeschlagenen Versuchen, den Azotobacter zu einer normalen und gedeihlichen Entwicklung zu bringen, haben sich schließlich die gewöhnlichen, mit einer kreisförmig hohlgeschliffenen Vertiefung versehenen Objektträger für diese Zwecke am brauchbarsten erwiesen. Eine Hauptbedingung des Gelingens der Kultur ist aber, daß der Verschluß des Deckgläschens nach außen nicht mit Vaselin oder Fettsubstanz bewerkstelligt wird, sondern mit einem Verschlußmittel, welches weniger dicht abschließt und einen Austausch

der Gase zwischen der äußeren Atmosphäre und dem Innern der feuchten Kammer gestattet. Ich verwendete zu diesem Zwecke Wachs und legte stets gleichzeitig mehrere Kulturen an. Ist der Wachsverschluß zu dicht, so findet nur eine beschränkte Entwicklung statt und die Kultur stirbt bald ab; ist er zu locker, dann verdunstet der Tropfen nach mehreren Stunden und die Entwicklung bleibt gänzlich aus. Legt man aber mehrere Kulturen gleichzeitig an, so finden sich darunter stets eine bis einige, bei denen die erwünschte Dichtigkeit des Verschlusses erzielt wurde. Nach einiger Zeit kommt man durch Übung dazu, daß man den Wachsüberzug genau so bemißt, daß alle oder die Mehrzahl der Kulturen gelingen.

Morphologische Vegetationsbilder.

Die außerordentliche Variabilität des *Azotobacter chroococcum*, die wohl nur ein Ausdruck seiner großen Anpassungsfähigkeit an die wechselnden Lebensbedingungen in der Natur ist, gibt sich vor allem in den mannigfaltigen Gestaltungen seiner Lebensformen und in dem äußeren Bild seiner Vegetationen in den verschiedenen Nährmedien kund. Aus diesem Grunde scheint es mir nützlich zu sein, vor Eingehen auf die Details der morphologischen Entwicklung ein gedrängtes und anschauliches Bild über die makro- und mikroskopischen Erscheinungen, welche die Azotobacter-Vegetationen in den von mir angewandten Nährmedien bieten, zu geben; dadurch wird, wie ich glaube, manches von dem, was weiter unten auseinandergesetzt werden soll, dem Verständnis näher gebracht und manchen Weitläufigkeiten und Wiederholungen vorgebeugt.

Ich beginne mit der von den meisten Forschern für Azotobacterkulturen angewandten Beijerinck'schen Mannitlösung im Leitungswasser. Obgleich das hiesige Leitungswasser sehr kalk- und eisenhaltig ist, was von Belang ist, wie ich es im zweiten Teile dieser Arbeit näher begründen will, ist doch das Wachstum des Azotobacter in solchen Nährlösungen ein recht kümmerliches: die Flüssigkeit trübt sich nur schwach, auf der Oberfläche bildet sich ein feines Häutchen, daß sich mit der Zeit wohl etwas verstärkt, doch selbst bei schwacher Erschütterung sich von den Gefäßwänden loslöst und zu Boden sinkt. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, daß die Vegetation in den ersten 24—30 Stunden aus kurzgliedri-

gen, an den Enden abgerundeten, fast kokkenartigen Stäbchen besteht, die meistens ganz unbeweglich sind oder vereinzelt schwache Schwärmversuche machen, sich bald an der Oberfläche der Nährlösung zu schwach schleimigen Kolonien ansammeln und hier Vegetationsbilder geben, wie solche von den meisten Forschern (Beijerinck (1) T. I, Fig. 1, H. Fischer (2), T. 2, Fig. 1, Krzemieniewski (14), T. XXXI, Fig. 5) in Photogrammen reproduziert wurden. In den Oberflächenkolonien verwandeln sich die Kurzstäbchen alsbald in Kokken, die sich mit zahlreichen Körnchen von verschiedener Größe und verschiedenem Lichtbrechungsvermögen erfüllen und, insoweit sie auf der Oberfläche verbleiben und der direkten Luftwirkung ausgesetzt sind, sich zum Teil mit dikkeren und sich bräunenden Membranen umhüllen und in Sporen verwandeln, zum anderen Teil bestimmte Degenerationserscheinungen erleiden, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Sinken die Kolonien zu Boden, so bleibt die Sporenbildung ganz aus und es treten abnorme Wuchsformen und Degenerationserscheinungen in erhöhtem Grade auf; doch bleibt das Leben und die Möglichkeit des Wiedererwachens zum neuen Leben und Wachstum solcher absterbenden Kulturen, wie Impfversuche beweisen, noch durch Monate erhalten. Ein gleiches oder ähnliches Bild erhält man, wenn statt Mannit Glukose oder die von mir angewendete Grundnährlösung mit Glukose und sämtlichen mineralischen Nährstoffen, deren Zusammensetzung auf S. 102 angegeben ist, zur Kultur verwendet wird. Werden jedoch dieselben Kulturen nicht in Ruhe gehalten, sondern von Zeit zu Zeit geschüttelt und wird auf diese primitive Weise für eine reichlichere Aeration der Nährlösung gesorgt[1]), so wird im großen und ganzen dadurch das äußere Bild der Vegetation zwar nicht prinzipiell geändert, aber es treten doch Veränderungen ein, die der Beachtung wert sind. Makroskopisch gibt sich der Einfluß der stärkeren Aeration vor allem durch stärkere Trübung der Flüssigkeit und Ausbleiben des Oberflächenhäutchens kund; beides kann jedoch und muß — wenigstens zum Teil — auf die mechanische Wirkung des Schüttelns zurückgeführt

[1]) Mangels eines Apparats zur kontinuierlichen Durchleitung der Luft durch Nährlösungen konnten die Versuche über den Einfluß der Aeration auf die Entwicklung des Azotobacter in exakter Weise zur Zeit noch nicht durchgeführt werden; sie sollen jedoch in nächster Zeit in Angriff genommen werden.

werden. Mikroskopisch findet man in geschüttelten Kulturen von Anfang an eine größere Anzahl von Stäbchenformen, die mehrmals länger als breit sind und durch ihre äußere Form und Beweglichkeit besonders auffallen; gegen diese Formen treten die Kurzstäbchen und die Kokkenformen, namentlich in den ersten paar Tagen, stark zurück. Das reichliche Auftreten von Langstäbchen, die zumeist, wenn auch nicht immer, lebhaft umherschwärmen, kann augenscheinlich nicht mehr auf die mechanische Wirkung des Schüttelns bezogen werden, muß vielmehr durch reichlichere Luftzufuhr und intensiveren Austausch der Gase zwischen der Nährflüssigkeit und der umgebenden Atmosphäre bedingt werden. Die mechanischen Wirkungen des Schüttelns geben sich dafür in anderer Weise kund: es treten in den Kulturen zahlreiche abgestorbene Individuen, besonders von Langstäbchen, auf und es erscheinen daneben zahlreiche winzige Azotobacterzellen in Stäbchen- und Kokkenform, die in Gestalt und Struktur vollständig mit den gewöhnlichen oder Normalformen übereinstimmen, aber kaum die Hälfte oder ein Drittel der Größe der Normalformen erreichen. Über diese letzteren beachtenswerten Erscheinungen will ich weiter unten an passender Stelle noch ausführlich handeln.

Ein ganz anderes Bild bieten die Azotobacterkulturen, wenn man zu denselben Nährlösungen geringe Mengen von gewissen Stoffen zusetzt, von denen anzunehmen ist, daß sie keine für unser Mikrobium unentbehrlichen Nährstoffe (für deren Zufuhr übrigens in den in Frage kommenden Nährlösungen reichlich vorgesorgt worden ist) oder wenigstens in erfahrungsgemäß nicht aufnehmbarer Form oder schließlich in kaum in Betracht kommenden Mengen enthalten. Als solche Zusatzstoffe habe ich zur Zeit folgende Substanzen kolloider und kristalloider Natur verwendet, und zwar von Kolloiden: humussaures Natrium, Eisenhydroxyd in reiner, auf dialytischem Wege gewonnener Wasser- und dasselbe in Rohrzuckerlösung, Aluminiumhydroxyd und Orthokieselsäure, dialysiert; von nicht kolloiden Stoffen organischer Herkunft fein gemahlene Holzkohle und Knochenkohle und von solchen mineralischen Ursprungs kohlensauren Kalk und kohlensaure Magnesia. Alle diese Stoffe kamen entweder für sich allein oder in Kombination miteinander in Anwendung, hauptsächlich zu dem Zwecke, um Antwort auf gewisse physiologische Fragen, die sich im Laufe dieser Untersuchungen ergaben, auf diesem Wege zu erlangen. In mor-

phologischer Hinsicht führten die mit obigen Zusatzstoffen angestellten Kulturen zu folgenden Resultaten.

1) Humussaures Natrium[1]). Menge 0·50—1·25 g per Liter Nährlösung. Eine starke und üppige Vegetation von lebhaft beweglichen, kräftigen Langstäbchen, die schon am zweiten Tage beginnt und durch die folgenden 3—5 Tage fast ungeschwächt andauert. Trübung wegen der dunklen Färbung der Nährflüssigkeit nicht wahrnehmbar; anfänglich keine Kahmhaut und keine bemerkbaren Schleimkolonien an der Oberfläche und an den Wänden des Kulturkolbens; diese erscheinen erst nach 3 Tagen als dicke, weißliche Belege längs der Gefäßwände und bilden am Rande der Flüssigkeit einen weißlichen Ring von verschiedener Mächtigkeit; dann tritt auch eine schwache Kahmhaut zum Vorschein. Vom dritten Tage an treten zuerst vereinzelt, später in immer größerer Anzahl Diplo- und Einzelkokken auf, die sich zu immer größeren Haufen an der Oberfläche und am Boden des Gefäßes ansammeln, mit derberen, sich braun verfärbenden Membranen umgeben und zu Sporen werden. Die Kokkusformen ohne Schleimkapseln, überhaupt keine algenartigen Gallertkolonien; diese erscheinen erst nach Abschluß der Hauptvegetation (nach 6—8 Tagen) in spärlicher Zahl an der Oberfläche der Nährlösung und können hier noch nach Wochen gefunden werden. Stäbchenformen selbst zur Zeit der Fruktifikation noch in großen Mengen vorhanden, aber meist unbeweglich oder wenn noch beweglich, dann mit anderen Zellstrukturen.

2) Humussaures Natrium + kohlensaurer Kalk. Menge für ersteres, wie ad 1), für letzteren 3·0—5·0—10 g per Liter Nährlösung. Anfängliche Entwicklung, wie sub 1), doch sind die Stäbchen vorwiegend kürzer, oval, weniger beweglich und gehen alsbald in Kokkusformen über. An der Oberfläche der Flüssigkeit und an den Gefäßwänden sammeln sich schleimige Kolonien an, die bald zu einer dicken, mehr oder weniger geschlossenen und gefalteten Kahmhaut zusammenfließen. Am Boden des Kulturgefäßes

[1]) Zu diesen Versuchen wurde das im hiesigen agrikulturchemischen Institut von Krzemieniewski im Jahre 1907 dargestellte „Natriumhumat aus Gartenerde“ (sehr humusreiche Rasenerde des Universitätsgärtchens) verwendet, welches nach den Versuchsergebnissen dieses Forschers physiologisch sich als wenig wirksam erwies. Die Wirksamkeit dieses Humats ließ sich jedoch durch Zusatz von minimalen Mengen Eisenhydroxyd in Sakcharoselösung, kohlensaurem Kalk, kohlensaurer Magnesia und Kieselsäure bedeutend steigern.

und in der oberflächlichen Kahmhaut zahlreiche Kokkenkolonien in Schleimkapseln von mäßiger Dicke. Sporenbildung fast ausschließlich in den der Luftwirkung unmittelbar ausgesetzten Oberflächenkolonien. Das von Krzemieniewski dargestellte (s. obige Anmerk.) und durch Zugabe von $CaCO_3$ u. s. w. nicht gekräftigte, demnach „wenig wirksame“ Natriumhumat gab eine ähnliche Vegetation, doch waren die vegetativen Stäbchenformen noch mehr kokkenähnlich und zur Bildung von schleimigen Oberflächen- und Wandkolonien geneigt.

3) Eisenhydroxyd in reiner, dialysierter Wasserlösung. Menge 37·5—90 mg $Fe(OH)_3$ per Liter Nährlösung. Keine fördernde, vielmehr eine hemmende Wirkung. Vegetation schwächer als in reiner Nährlösung.

4) Aluminiumhydroxyd in dialysierter Wasserauflösung. Menge: 40—0·60 mg $Al(OH)_3$ per Liter Nährlösung. Die Nährlösung hält sich wochenlang klar, keine Entwicklung, demnach direkt schädliche Wirkung.

5) Eisenhydroxyd in Rohrzuckerlösung. Menge 37·5—90 mg $Fe(OH)_3$ per Liter Nährlösung. Bei starker Trübung der Nährlösung eine reichliche Vegetation von beweglichen, zylindrischen Langstäbchen, die jedoch bald in kurzgliedrige, oval oder verlängert halbkugelige Kurzstäbchen und dann in sporulierende Kokken übergehen. In der Tiefe der Nährlösung umhüllen sich diese Kokken mit mächtigen und zuweilen so dichten Schleimhüllen, daß dieselben selbst ohne Färbungsmittel gut sichtbar und scharf umgrenzt sind. Die Schleimkolonien sammeln sich später an der Oberfläche der Flüssigkeit, wo sie zu einer zusammenhängenden, mehr oder weniger dicken Kahmhaut zusammenfließen, in welcher nach Auflösung der Schleimhüllen und Ausbildung einer derben, sich braun bis schwarz verfärbenden Membran Sporulation eintritt. Schütteln der Kulturen verhindert die Ausbildung der Schleimkolonien, verlängert die Dauer der vegetativen Stäbchenformen, verursacht jedoch gleichzeitig das Erscheinen zahlreicher Involutions- und der kleinzelligen Mikroazotobacterformen.

6) Eisenhydroxyd in Rohrzuckerlösung + kohlensaurer Kalk. Menge des ersteren, wie sub 5), des letzteren 2·5—5·0—10·0 g per Liter Nährlösung. Anfängliche Entwicklung, wie sub 5), doch ist die Vegetation üppiger, mit vorherrschenden, zumeist lebhaft beweglichen Langstäbchen, die längere Zeit anhalten,

bevor sie in Kokkenformen übergehen. Kolonien in Schleimkapseln kommen nur sporadisch und schwach entwickelt vor, dafür wachsen die Stäbchen zu langen, kettenförmigen Fäden aus, deren Glieder ovoid anschwellen und sich mit derberen, doppelt konturierten Membranen umgeben. Sporenbildung verzögert und unregelmäßig verlaufend.

7) Orthokieselsäure (aus Natriumsilikatlösung mit verdünnter HCl-Säure dargestellt). Menge 60—90 mg per Liter Nährlösung. Ziemlich schwache Trübung mit anfangs beweglichen, später zur Ruhe kommenden Langstäbchen, die sich bald in Kurzstäbchen und Kokken umwandeln. Kolonien in Schleimhüllen wenig und schwach entwickelt; Sporenbildung unregelmäßig.

8) Kohlensaurer Kalk für sich allein. Menge: 2·5—5·0—10·0 g per Liter Nährlösung. Ziemlich starke Trübung mit anfänglich am Boden des Gefäßes sich bildenden, sarcinaartigen Kolonien mit kompakten, aber ziemlich schwach entwickelten Schleimhüllen. Die Stäbchenformen, von sehr kurzer Dauer und schwach beweglich, gehen bald in das Stadium der fruktifikativen Doppelkokken über, die sich mit Schleimhüllen umgeben, an der Oberfläche der Flüssigkeit ansammeln und zur Bildung einer dicken, schleimigen und mit der Zeit sich braun bis schwarz verfärbenden Kahmhaut Veranlassung geben. Sporenbildung sehr ergiebig; doch viele Sporen abortiv.

9) Holzkohle, bzw. Knochenkohle, (feinst gepulvert). Menge: 1·5—2·0—3·0 per Liter Nährlösung. Anfängliche Entwicklung, wie sub 1) aus zahlreichen, lebhaft beweglichen, kräftigen Langstäbchen bestehend, die jedoch bald zur Ruhe kommen und zu schleimigen, mehr oder weniger ausgebreiteten, weißlichen, oberflächlichen Kahmhäuten sich vereinigen. Letztere bestehen anfangs aus kettenförmig gegliederten, langen und vielfach gewundenen Fäden, die zumeist keine deutliche Segmentierung zeigen und deren einzelne Glieder in der Mitte geschwollen und spindelförmig erscheinen. Ein Teil dieser Fäden geht in sporulierende Kokken über, ein anderer degeneriert und stirbt ab. Am Boden des Gefäßes sind vom dritten Tage an, namentlich in Nährlösungen mit Zusatz von Holzkohle (Buchen- und Lindenkohle) in Schleimhüllen eingebettete, sarcina- oder kugelförmige Kolonien stets zu finden. In Nährlösungen mit Knochenkohle kommen letztere nur vereinzelt vor und überhaupt ist die Entwicklung bei Zusatz von Knochenkohle nicht nur reich-

licher, sondern auch im ganzen Verlaufe der normalen mehr genähert.

10) Holzkohle + Eisenhydroxyd in Zuckerlösung + $CaCO_3$. Menge der ersteren wie sub 9), des zweiten wie sub 5), des dritten 10·0 g per Liter. Sehr starke Trübung mit anfangs beweglichen, später unbeweglichen und in Kokkenformen bald übergehenden Langstäbchen; reichliche Kahmhautbildung, doch fehlen in Schleimhüllen eingebettete Sarcina- oder Kugelkolonien sowohl in der Tiefe, wie auch an der Oberfläche; reichliche Sporulation mit zumeist normal ausgebildeten Sporen.

Ich beschränke mich auf diese wenigen Beispiele von Vegetationsbildern, welche durch Zusatz von geringen Mengen verschiedener Stoffe für sich allein und in Kombination zu einer und derselben Glukosenährlösung mit den erforderlichen Nährsalzen hervorgebracht werden. Selbstverständlich kommen je nach der Menge der angewandten Zusätze und je nach den sonstigen Kulturbedingungen (Temperatur, Mächtigkeit der Flüssigkeitsschicht u. s. w.) gewisse Abweichungen von dem geschilderten Typus vor, die jedoch das allgemeine Charakterbild der Vegetation nicht ändern. Bezüglich der übrigen in Anwendung gebrachten Kombinationen und der physiologischen Wirkungen der einzelnen Stoffe für sich allein und in Kombination mit anderen Stoffen auf die Stickstoffbindung bei Azotobacter muß auf den zweiten Teil dieser Abhandlung verwiesen werden. Hier mag nur erwähnt werden, daß es mir bis jetzt nicht gelungen ist, eine solche Kombination von sonstigen mineralischen oder organischen Zusatzstoffen herzustellen, welche die Wirkungen eines voll wirksamen natürlichen Humats[1]) voll ersetzen könnte; ich zweifle jedoch nicht, daß diese Kombination gefunden werden wird, da die verschiedenen sogen. natürlichen Humate nach den übereinstimmenden Versuchen von Krzemieniewski und Th. Remy in ihrer Wirkungsweise stark variieren, und das zu meinen Versuchen verwendete „Natriumhumat aus Gartenerde" für sich allein, wie oben schon erwähnt wurde, nicht besser wirkte, als Eisenoxyd in Zuckerlösung + kieselsaures Natrium + $CaCO_3$.

In ähnlicher Weise wirkten die verschiedenen Zusatzstoffe zum

[1]) Richtiger wäre zu sagen: „eines aus humusreicher Erde durch Extraktion mit verdünnten Alkalilösungen gewonnenen und voll wirksamen Humats"

festen Agarnährboden auf die Entwicklung im allgemeinen und auf die Ausbildung bestimmter morphologischer Gestalten im besonderen fördernd oder hemmend, doch traten diese Wirkungen gegen die in Nährlösungen beobachteten bedeutend zurück. So konnte bei Zusatz von Natriumhumat nicht nur ein stärkeres Wachstum und ein stärkerer Kolonienbelag, sondern auch eine längere Dauer der Vegetation mit Vorherrschen der vegetativen Stäbchenformen konstatiert werden; dagegen wirkten Eisenhydroxyd, Natriumsilikat und kohlensaurer Kalk für sich allein und in Kombination miteinander beschleunigend auf die Fruktifikationserscheinungen und fördernd auf die Anhäufung des braunen Pigments in den Sporenmembranen. Nicht minder war die Wirkung dieser Zusatzstoffe auf die Ausbildung der Schleimhüllen unverkennbar, obgleich sie nicht in dem Maße zutage trat, wie in Nährlösungen, welcher Umstand wohl durch das Oberflächenwachstum der Kolonien und die ungehinderte Aeration erklärt werden kann.

Die Ergebnisse aller dieser biologisch-morphologischen Versuche bestätigen zuerst die große Variabilität und Anpassungsfähigkeit des Azotobactermikroben an die äußeren Bedingungen des Lebens. In morphologischer Beziehung sind sie insoweit interessant und wichtig, als sie dartun, daß gewisse morphologische Zustände durch Einwirkung bestimmter Stoffe vollständig oder fast vollständig unterdrückt, andere Zustände wieder begünstigt oder direkt hervorgebracht werden können. Sie beweisen schließlich, daß die Lebensgeschichte des *Az. chroococcum* bis in die letzte Zeit infolge fehlerhafter Versuchsmetoden und unzureichender Beobachtungen nur zu einem geringeren Teil erschlossen war und daß ein großer und wichtiger Lebensabschnitt, derjenige der vegetativen Ernährung und Vermehrung, übersehen wurde und fast unbekannt geblieben ist. Diese Lücke in unseren Kenntnissen der Lebensgeschichte des Azotobacter ist unstreitig eine der Hauptursachen gewesen, daß so zahlreiche Forscher bei ihren Versuchen trotz allen Scharfsinns und angewandter Mühe auf Irrwege gerieten oder wenigstens die richtig beobachteten Erscheinungen und Tatsachen ganz falsch deuteten.

Indem ich hiemit diesen Abschnitt über die allgemeine Morphologie des *Az. chroococcum* abschließe, gehe ich zur Schilderung seines morphologischen Entwicklungsganges in den einzelnen Lebensphasen über.

IV. Spezielle Morphologie und Cytologie im allgemeinen.

Da die morphologischen Lebenserscheinungen bei den einzelligen Organismen von den cytologischen Vorgängen in der Zelle selbst nicht gut abgetrennt werden können, so soll in diesem Kapitel auch das Notwendigste aus der Cytologie des Azotobacter mitberücksichtigt werden; der Wichtigkeit des Gegenstandes halber und mit Rücksicht auf die Fülle von Erscheinungen und Problemen, die mit der Cytologie der Bakterien verknüpft sind, soll jedoch den cytologischen Lebenserscheinungen das nächste Kapitel gewidmet werden.

Aus den im letzten Abschnitte mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich ohne weiteres, daß im morphologischen Entwicklungszyklus des Azotobacter drei morphologisch differente Lebensformen unterschieden werden können:

1) Normale Lebensformen, welche unter günstigen Lebensbedingungen, die zugleich als normal angesprochen werden können, zustande kommen und durch das Vorherrschen, bezw. Überwiegen der vegetativen Lebenszustände über die fruktifikativen charakterisiert sind.

2) Anpassungsformen. Diese sind als biologische und physiologische Reaktionen des lebenden Organismus, die ihren Ausdruck auch in der morphologischen Gestaltung des Zellleibes finden, auf bestimmte, in ungünstiger Weise wirkende äußere Reize aufzufassen, gegen welche der Organismus sich zu wehren sucht. Sie sind dadurch gekennzeichnet, daß sie nicht immer, sondern nur zeitweilig auftreten, solange nämlich die sie bewirkenden Ursachen andauern, sie gehen auch mit dem Aufhören dieser Ursachen in die normalen Lebensformen, oder bei längerem Andauern in die:

3) Involutionsformen über, welche mit der Abschwächung der Lebensenergie und Störungen in den normalen Lebensprozessen beginnen und je nach dem Grad dieser Abschwächung und der erlittenen Strukturveränderungen bei Wiedereintritt günstigerer Lebensbedingungen entweder in eine der erstgenannten Lebensformen umschlagen, oder nicht mehr lebensfähig sind und dem Zerfall anheimfallen.

Zu diesen drei Lebensformen unseres Mikroben, die ich schon in meiner ersten, vorläufigen Mitteilung in der Sitzung vom 4. Dezember 1911 der mathem.-naturwiss. Klasse der Akademie der Wis-

senschaften unterschieden habe (22, 23) kommt noch eine neue Kategorie von Lebensformen hinzu, welche ich als:

4) Regenerationsformen bezeichne. Diese nur unter ungünstigen Bedingungen und aus den absterbenden Zellen sich entwickelnden Lebensformen entstehen dadurch, daß Teile der lebendigen Leibessubstanz aus der absterbenden Zelle entweder nach außen ausgestoßen werden oder sich auch im Innern derselben zu neuen Individuen und neuen Generationen weiter entwickeln.

So verschieden aber die morphologischen Gestaltungsformen des Azotobacter sein können. lassen sich doch sämtliche Lebensformen auf zwei Haupt- oder Grundformen zurückführen. Diese Grundformen sind:

1) die *Bacterium*- oder Stäbchenform, welche die Jugendzustände der vegetativen Propagation charakterisiert — und

2) die *Coccus*- oder Kugelform, welche dem reiferen Alter und dem fruktifikativen Lebensstadium eigentümlich ist. Letztere Form entwickelt sich immer aus der ersteren und geht nach Absolvierung des Ruhe- bezw. Sporenstadiums wieder in die erstere über.

Wir haben demnach, um den ganzen Entwicklungszyklus des Azotobacter mit allen seinen Abweichungen und Modifikationen kennen zu lernen, folgende Entwicklungsphasen und Lebenserscheinungen ins Auge zu fassen: 1) die vegetativen und fruktifikativen Formen mit den ihnen eigenen Anpassungsformen und Schwärmerzuständen; 2) die Sporenbildung und die Sporenkeimung; 3) die Involutionsformen und 4) die Regenerationsformen.

Die vegetativen Formen. Unter den vielen Eigentümlichkeiten, welche die Morphologie und Biologie des *Az. chroococcum* bietet, ist in vielfacher Beziehung die Erscheinung beachtenswert, daß seine vegetativen Lebensformen, wie dies bei anderen Stäbchenbakterien der Fall ist, nicht direkt aus der keimenden Spore hervorgehen, vielmehr erst später zur Ausbildung gelangen. In der Regel geschieht dies, wenn wir den aus der Spore herausschlüpfenden Keimling als erste Generation betrachten, in der dritten Generation. Dieser eigentümliche Entwicklungsmodus, über dessen Entstehung und Ursachen bei dem heutigen Stande der Bakterienkunde nichts Positives gesagt werden kann, erklärt uns jedoch die Tatsache, daß so viele scharfsinnige Forscher die vegetativen Lebenszustände des Azotobacter gar nicht gesehen oder wenigstens übersehen haben. Diese Formen sind nämlich an bestimmte Ernährungs-

bedingungen gebunden und stehen, wie dies im zweiten Teil dieser Arbeit bewiesen werden soll, mit dem Stickstoffbindungsvermögen des Azotobacter im innigen, kausalen Zusammenhange. Sind nun die Bedingungen zu einer ausgiebigen Assimilation des freien Stickstoffs nicht vorhanden, so werden die vegetativen Lebensformen nur vorübergehend und auf kurze Zeit oder auch gar nicht entwickelt; im letzteren Falle behalten seine Zellen diejenige Form, in welcher sie aus der Spore herausgekeimt waren; es findet dann aber nur ein kümmerliches Wachstum und keine oder wohl nur eine sehr beschränkte Fixation des Luftstickstoffs statt. Unter entgegengesetzten Verhältnissen, also bei Gegenwart solcher Stoffe, welche dem Azotobacter die Bindung des atmosphärischen Stickstoffs ermöglichen, findet umgekehrt eine sehr ausgiebige Entwicklung der vegetativen Lebensformen statt, wobei auch der Fall eintreten kann, daß überhaupt keine anderen Formen oder nur in beschränkter Anzahl gebildet werden, wodann die Vegetation nach Verbrauch der disponiblen Kohlenstoffnahrung fast ausschließlich oder doch überwiegend aus vegetativen Formen besteht und in diesem Zustande sich Wochen und Monate lang erhält.

Die jungen Stäbchen, welche sich aus den Keimlingskokken (22, S. 515) entwickeln, haben die Form von zylindrischen Stäbchen, welche zuweilen an den freien Enden fast abgestutzt, gewöhnlich aber ein wenig verschmälert und schwach abgerundet sind (Taf. VII, Fig. 1 und 2); sie erhalten dadurch eine langgezogene zylindrische oder ovoide Gestalt. Ihre Dimensionen wechseln je nach dem Substrat, den Ernährungsbedingungen und dem Teilungsstadium, in welchem sie sich befinden; im allgemeinen sind sie in der Regel 3—4-mal so lang als breit. Ihre Länge beträgt 9—12 μ und mehr, ihre Breite 3—4 μ. Im Stadium der Spaltung in zwei Tochterindividuen sind sie am kürzesten und erreichen ihre größte Länge in der Zeit, wo die Scheidewand für die neue Spaltung angelegt wird. Unterbleibt aus irgend welchen äußeren oder inneren Ursachen die Ausbildung der Trennungswand, dann erreichen die Stäbchen die doppelte bis dreifache Länge der normalen Formen, können auch zu langen, unsegmentierten oder nur stellenweise segmentierten Fäden auswachsen (T. VII, Fig. 3). Solche Bilder sind bei reichlicher Nahrung und kräftigem Wachstum eben nicht selten und sind als Ernährungsmodifikationen des normalen Entwicklungsganges aufzufassen. Sie unterscheiden sich von den ähnlichen, in absterbenden Kulturen

sich entwickelnden, fadenförmigen Gebilden dadurch, daß die Fäden meistenteils nur von geringer Länge und nicht körnig, aufgebläht, geschlängelt oder in anderer Weise krankhaft verändert sind, vielmehr das normale Aussehen der gewöhnlichen Stäbchen behalten und nach einiger Zeit durch Ausbildung und Spaltung der Scheidewände in letztere zerfallen.

Die Teilungen vollziehen sich im allgemeinen in der Weise, daß, nachdem das Stäbchen zur etwa doppelten Länge herangewachsen ist, in der Mitte eine Scheidewand angelegt wird; während nun letztere nach und nach sich ausbildet und verdickt, wächst eine jede der durch die Scheidewand getrennten Tochterzellen in die Länge. Ist die Scheidewand schon fertig gebildet, dann wird sie in der Mitte gespalten und die beiden in der Spaltungsebene liegenden Membranlamellen fangen an auseinanderzuweichen und sich voneinander zu entfernen, und zwar infolge des Zuges, welchen die beiden vorwiegend an ihren freien Enden fortwachsenden Tochterzellen auf dieselbe ausüben. Dabei wird der mit dem fortschreitenden Auseinanderweichen der beiden Membranlamellen die die beiden Tochterzellen umhüllende feine Gallerthülle, welche unter gewöhnlichen Umständen sich der Beobachtung entzieht, auseinandergezogen und zieht sich in dem Maße, als die beiden Tochterzellen sich voneinander entfernen, zu einem immer dünner werdenden Faden zusammen, welcher die beiden Zellen brückenartig verbindet (T. VII, Fig. 4). Ist die Gallerthülle stärker entwickelt und dicht, dann kann man diese Verbindungsbrücke schon *intra vitam* an ungefärbtem Material beobachten, sonst aber nur an gefärbten Präparaten und dann, wenn bei reichlicher Schleimabsonderung die Teilungsvorgänge sich verlangsamen und schleppend verlaufen. Das Zerreißen dieses Verbindungsfadens und die Abtrennung der beiden Tochterzellen voneinander erfolgt in der Regel zu einer Zeit, wo in den letzteren alle Vorbereitungen zu einer neuen Teilung schon abgeschlossen sind und die Zellen sich zur Anlage einer neuen Scheidewand anschicken. Die Zeit, welche zwischen zwei aufeinanderfolgenden Spaltungsakten der Schwesterindividuen verstreicht, beträgt nach meinen Beobachtungen bei einer Temperatur von 27—28° C. und mittelgünstigen Aerations- und Ernährungsverhältnissen ungefähr eine Stunde (s. Fig. 2, Taf. VII und deren Erklärung). Da die Teilungen sowohl in den ruhenden als auch in den schwärmenden Zellen sich in gleicher Weise abspielen und die

Tochterzellen selbst nach ihrem Auseinanderweichen noch lange Zeit durch den Verbindungsfaden der gemeinschaftlichen Schleimhülle zusammengehalten werden, so ist es leicht erklärlich, weshalb die Mehrzahl der Stäbchen in Form von Doppelstäbchen auftritt. Nicht selten findet man jedoch auch Drei- und Vierstäbchenverbände, dagegen kommen längere Ketten von Stäbchen in diesem Lebensstadium nicht vor.

Die vegetativen Stäbchen sind zumeist von weißer, mattglänzender Farbe und scheinen alsdann einen durchaus homogenen oder äußerst fein granulierten Inhalt zu haben; in anderen Fällen sind sie mehr durchscheinend und dann sieht man auch deutlich, daß die Zellen mit einem feinkörnigen, dichten Plasma mit einzelnen stark lichtbrechenden und von einem hellen Hof umgebenen Körnchen erfüllt sind. Dieses verschiedene Lichtbrechungsvermögen der Stäbchen scheint mit der Beschaffenheit und Dichtigkeit des Ektoplasmas, bezw. der äußeren Schleimhüllen im Zusammenhang zu stehen, denn behandelt man solche homogen erscheinende Zellen mit Anilinfarben oder mit Jodjodkaliumlösung, welche die Schleimhüllen mehr oder weniger stark koagulieren, so tritt auch in den undurchsichtigen Zellen eine deutliche Differenzierung des Zellinhalts, wobei der Cytoplast und die in demselben enthaltenen stark lichtbrechenden und von einem hellen Hof umgebenen Körperchen: — der Zellkern oder, wenn mehr vorhanden, die Zellkerne — sich mehr oder weniger scharf unterscheiden lassen. Befindet sich die Zelle im Teilungsstadium, so sieht man auch an der Stelle, wo die Scheidewand angelegt wird, einzelne Körperchen von der gleichen Beschaffenheit, wie die Zellkerne, um die Zellwand der Mutterzelle angeordnet. Daß die fraglichen Gebilde wirkliche Zellkerne, bezw. Zellkernäquivalente sind, die sich an der Teilung der Zelle, bezw. Ausbildung der Scheidewand aktiv beteiligen, dafür werde ich im nächsten Kapitel überzeugende Beweise bringen. Hier wird nur kurz von diesen geformten Zellorganen Erwähnung getan, um das Bild der morphologischen Ausbildung der Zelle zu vervollständigen. Außer dem Cytoplast und den Zellkernen, bezw. Kernäquivalenten findet man in diesem Lebensstadium. — immer normale und für die Entwicklung der vegetativen Lebensformen günstige Bedingungen vorausgesetzt, — keine anderen geformten Inhaltsbestandteile, weder Vakuolen, noch Fett-, Glykogentröpfchen oder Volutinkugeln. Nach außen ist die Zelle von einer zarten, fein konturier-

ten Membran umgeben, deren äußere Schichten mehr oder weniger gequollen sind und die schon oben erwähnte Außenschleimhülle um die Zelle bilden. Anilinfarben nehmen die vegetativen Zellen nur schwer und in geringen Mengen auf und werden von ihnen blaß in den entsprechenden Farbentönen gefärbt; mit Jodjodkaliumlösung, ob verdünnt oder konzentriert, färbt sich der Protoplast blaßgelb.

Dieses Bild gewähren die vegetativen Stäbchenformen in kräftig sich entwickelnden Kulturen solcher Nährlösungen, zu denen ein wirksames Humat in entsprechender Menge zugesetzt wurde. Man sieht dann in den ersten 2—3 Tagen der Kultur nur die soeben geschilderten Stäbchenformen, welche auch später bis zum fünften bis siebenten Tage dominieren und meistens auch lebhaft beweglich sind, um mit Erschöpfung des Nährbodens den Übergangsformen und den Sporulationsformen Platz zu räumen. Dasselbe Bild gewähren Kulturen mit Zusatz von Holz- und Knochenkohle und mit Eisenoxydsakcharat, doch nur in den ersten 24 bis höchstens 48 Stunden. Nach dieser Zeit findet man in diesen Kulturen als vorherrschende Form ebenfalls noch Stäbchen, aber von anderer Form und Beschaffenheit. Dieselben sind gewöhnlich kürzer und als Einzelstäbchen von länglich ovaler oder auch kurz keulenförmiger, als Doppelstäbchen von biskuitförmiger Gestalt, zeigen eine verhältnismäßig dicke, doppelt konturierte Membran und einen nur wenig differenzierten Inhalt, welcher im Gegensatz zu den früheren Stadien sich jetzt mit gewöhnlichen Anilinfarben intensiv färbt (T. VII, Fig. 5). Zellkerne oder Kernäquivalente (chromatische Körperchen) sind im Zellinhalt in der Regel nicht vorhanden oder kommen verhältnismäßig selten vor; findet man aber solche im Zellinhalt, dann fehlt die äußere doppelt konturierte Membran und der intensiv färbbare Zellinhalt füllt das ganze Lumen bis an die äußere Grenzlinie aus (T. IX, Fig. 7 b). Diese Kurzstäbchen sind bald mehr oder weniger lebhaft beweglich, bald unbeweglich und sammeln sich gerne an der Oberfläche der Flüssigkeit und längs der Gefäßwände an, wo sie sich entweder in Kokken umwandeln oder zu langen, kettenartigen Fäden auswachsen, jedenfalls aber die an der Oberfläche und an den Glaswänden sich bildenden schleimigen Häute und Belege veranlassen. Soviel ich beurteilen kann, scheinen die schon oben erwähnten Photogramme von Beijerinck und Krzemieniewski, welche von den Verfassern als „junge Kultur von 24 Stunden“ und „sehr junger Azotobacter“, beide einer

Agarkultur entnommen, bezeichnet werden, sich vorwiegend auf diese Stäbchenform zu beziehen. Die Vermehrung dieser Form, die ich ebenfalls direkt unter dem Mikroskop verfolgt habe, geht in ähnlicher Weise, wie weiter oben beschrieben, vor sich, doch sind die Teilungen verlangsamt und spielen sich in einem Zeitraum von $1^1/_2$—$1^3/_4$ Stunden ab [1]).

Auch diese Stäbchen, die als Übergangsformen zu den Fruktifikations- oder Kokkenformen zu betrachten sind, weisen in der Regel keine sonstigen Inhaltsbestandteile, wie Vakuolen, Glykogen, Fett u. dgl. auf. Körnige Bestandteile nicht chromatischer Natur, insbesondere Glykogen, sind in ihnen erst in einem späteren Entwicklungsstadium anzutreffen; dagegen scheinen Vakuolen, ebenso wie für die Anfangsstadien der vegetativen Propagation, nur unter besonderen, nicht gerade als günstig zu bezeichnenden Lebensverhältnissen aufzutreten, worauf ich noch weiter unten zu sprechen kommen werde.

Fruktifikative Formen und Sporenbildung. Wie schon oben erwähnt, sind die zuletzt beschriebenen kurzgliederigen Stäbchenformen als Vorstadien der beginnenden Fruktifikation zu betrachten. Indem die aus den Teilungen hervorgehenden Tochterzellen immer kürzer werden und gleichzeitig mehr oder weniger an Dicke zunehmen und an ihren freien Enden sich abrunden, kommen Gestalten zustande, die sich der Dreiviertelkugel- und der Halbkugelform immer mehr nähern. In manchen Kulturen sind die so entstandenen Formen breit biskuitförmig (T. VII, Fig. 5 u. 6), in anderen, mit demselben Impfmaterial und in denselben Nährlösungen angestellten ist die Biskuitform mehr länglich, zugespitzt, d. h. die beiden Zellen des in Entstehung begriffenen *Diplococcus* sind in einen kurzen Schnabel ausgezogen; namentlich in Tropfenkulturen ist mir diese letztere Form sehr häufig vorgekommen (T. VII, Fig. 6 *B*). Dabei ist zu beachten, daß sich diese Biskuitformen aus den beiden im vorigen Abschnitt beschriebenen Modifikationen der vegetativen Stäbchen entwickeln können und tatsächlich entwickeln. Im ersteren Falle bleiben sie zartwandig und gewöhnlich auch schwach tingierbar, obgleich sie im allge-

[1]) Ob diese Zeitdauer auch für gewöhnliche Kulturen zutrifft, lasse ich unentschieden, bemerke jedoch, daß die fraglichen Tropfenkulturen schon nahe der Erschöpfung waren und bald in das Sporulationsstadium eintraten.

meinen Farbstoffe reichlicher aufspeichern und zuweilen sogar intensive Färbung zeigen, im anderen Falle sind sie ebenso wie ihre Mutterzellen von einer derberen, doppelt konturierten und nicht färbbaren Membran umgeben, während ihr Inhalt sich in diesem Stadium noch sehr intensiv färbt.

Die weitere Entwicklung dieser beiden Formen verläuft, im Grunde genommen, in gleicher Weise, doch sind auch beachtenswerte Unterschiede vorhanden.

Fassen wir die aus den zartwandigen Stäbchen — den vegetativen Stäbchen im engeren Sinne — hervorgegangenen Formen zuerst ins Auge, so bleiben dieselben vorerst auch weiter zartwandig und ihr Inhalt verändert sich nur insoweit, als im Cytoplasma neben dem Zellkern, welcher in diesem Stadium besonders groß und glänzend erscheint, noch andere Inhaltsbestandteile in Form von stärker lichtbrechenden Körnchen oder Tröpfchen erscheinen; letztere färben sich nicht mit Anilinfarben, nehmen aber mit schwacher Jodjodkaliumlösung eine intensiv rotbraune Farbe an, sind demnach als Glykogentröpfchen anzusehen. Während nun das Glykogen in den Zellen sich in wachsenden Mengen aufspeichert, verquellen die Mutterzellmembranen der beiden biskuitförmigen Zellen, der frei gewordene Protoplast rundet sich zu einem *Coccus* ab und umgibt sich nach außen mit einer neuen zarten Membran. Auf diese Weise entstehen aus den zwei kurz stäbchenförmigen und zu einer Biskuitform vereinigten Zellen zwei kugelrunde Kokken, die noch eine Zeitlang durch den Schleim der verquellenden Mutterzellmembran zusammengehalten werden, später sich voneinander trennen (Fig. 6 *A* u. *C*, Taf. VII). Da jedoch dieser Vorgang sich gleichzeitig in den meisten Zellen der zu größeren oder kleineren Kolonien angehäuften Stäbchen, bzw. den aus denselben hervorgegangenen Biskuitformen abspielt, so entstehen bald große Kolonienhaufen von dichtgedrängten und in eine Schleimmasse eingebettenen Kokken von regelmäßiger, kugelförmiger Gestalt. Ist der Entwicklungsgang ein normaler, wie dies in Nährlösung mit wirksamen natürlichen Humaten in der Regel der Fall ist (zuweilen unterbleibt in solchen Nährlösungen aus noch nicht aufgeklärten Ursachen die Umwandlung der Stäbchen in Kokkenformen und kommt nur mehr sporadisch vor), so verwandeln sich die so gebildeten Kokken direkt in Sporen, indem sie sich nach außen mit einer derben, doppelt konturierten und bald nachher sich braun

verfärbenden Membran umhüllen. Bevor jedoch dies geschieht, gehen im Zellinhalte wichtige Veränderungen vor sich, indem der ursprünglich in Einzahl vorhandene Zellkern sich in zwei Tochterkerne teilt und diese durch weitere Teilungen in vier Zellkerne zerfallen, die sich in bestimmter Weise gruppieren, worüber Näheres im nächsten Kapitel berichtet werden soll. Mit voller Ausreifung der Sporen wird der körnige Inhalt aufgelöst, erhält ein feinmaschiges Aussehen und färbt sich gleichmäßig und intensiv mit Anilinfarben. An gefärbten Sporen sieht man eine zentrale kugelförmige oder ovoide, sich stark färbende Masse, welche von einem helleren, schwach gefärbten Hof umgeben ist und nach außen von einer doppelt konturierten Membran (der Sporenhaut) begrenzt wird.

Sind die Lebensbedingungen weniger günstig, was in Tropfenkulturen bei dichtem Verschluß zufolge ungenügenden Luftzutritts öfters eintritt, aber auch in Kulturkolben bei Zusatz von sehr geringen Mengen von Humaten an den in der Tiefe sich entwickelnden Vegetationen beobachtet wurde, so kommt es zwar zur Ausbildung der Kokkenformen und zur Verquellung der Mutterzellmembranen, aber ihre weitere Entwicklung und Umwandlung in Sporen bleibt in der Regel aus. In diesem Falle bilden die Kokken keine Kolonienanhäufungen, vielmehr treten sie als Einzelkokken auf und zeigen ein sehr charakteristisches Aussehen. Sie sind kugelrund, von einer unter gewöhnlichen Beobachtungsbedingungen unsichtbaren Schleimhülle umgeben und zeigen an der Peripherie, exzentrisch gelegen, ein stark lichtbrechendes Körperchen, dem auf der anderen Seite ein halbmondförmiger, schwächer lichtbrechender Streifen gegenüberliegt (T. VII, Fig 7). Wendet man stärkere Vergrößerung an, so überzeugt man sich, daß das exzentrisch gelegene glänzende Körperchen ein Zellkern ist, welchem sich das Cytoplasma in Form eines kugelförmigen Gebildes angelagert hat. Die an den Zellkern unmittelbar angrenzenden Plasmaschichten sind hell und von geringer Dichte, nehmen aber mit Entfernung vom Zellkern an Dichte zu und kondensieren sich an der gegenüberliegenden Seite zu dem oben erwähnten halbmondförmigen, stärker lichtbrechenden Streifen (T. VII, Fig. 7 *B*). Glykogeneinschlüsse, welche in diesem Lebensstadium regelmäßig in den Zellen auftreten, werden in der Regel nicht beobachtet; doch geben solche Kokken zuweilen die für Glykogen charakteristische Reaktion mit Jodjodkaliumlösung. Die meisten so geformten Kokken entwickeln sich

nicht weiter und gehen zugrunde; einzelne umhüllen sich aber, wie die normal ausgebildeten Kokken, mit derben, doppelt konturierten Membranen und werden so zu Sporen (Taf. VIII, Fig. 7 *B s*). Die Auskeimung dieser Sporen habe ich nicht beobachtet, doch mag es Zufall gewesen sein, daß die in Tropfenkultur fixierten Sporen dieser Art nicht gekeimt haben. Da, wie wir noch sehen werden, die Sporenbildung ebenso, wie die übrigen Gestaltungsakte des *Az. chroococcum* sehr variabel ist, so liegt vorläufig kein Grund zur Annahme vor, daß diese Art der Sporenbildung ganz abortiv ist.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der zweiten Form der vegetativen Stäbchen über. Wie erinnerlich, unterscheiden sich diese Stäbchen von den ersteren dadurch, daß sie von einer doppelt konturierten, nicht färbbaren Membran umgeben sind und einen stark färbbaren, aber wenig differenzierten Inhalt führen. Ihre Weiterentwicklung beruht im einfachsten Falle darauf, daß die ganze Zelle durch Verdickung der Zellmembran und Differenzierung einer äußern, als Exo- und einer inneren, als Endosporium zu bezeichnenden Schicht sich zur Spore umwandelt. Dies kann in einem beliebigen Entwicklungsstadium dieser Stäbchenform geschehen, insbesondere dann, wenn das Substrat rasch austrocknet, wie dies auf Agarnährboden oft vorkommt. In diesem Falle bekommt man Sporengestalten zu sehen, welche sowohl in bezug auf äußere Form als auch auf den cytologischen Inhalt genau mit den entsprechenden Entwicklungsstadien der vegetativen Formen übereinstimmen. Fig. 8, Taf. VII, veranschaulicht eine Anzahl solcher Sporen; dieselben zeigen einen durchaus homogenen, nur bei starken Vergrößerungen fein netzartig erscheinenden, stark tingierbaren Inhalt, welcher nach außen von einer derben, doppelt konturierten Membran umgeben ist; die äußere Schicht dieser Membran färbt sich mit Anilinfarbstoffen intensiv, die innere bleibt farblos; der plasmatische Inhalt wird gleichmäßig und intensiv gefärbt. Die äußere Form dieser Sporen variiert in ziemlich weiten Grenzen; Gestalten, wie Fig. 8 *a*, sind verhältnismäßig selten, die häufigste Form ist für isolierte Sporen die ovoide oder kurz zylindrische, für Doppelsporen die zugespitzte Biskuitform, doch kommen auch fast kugelförmige Gestalten vor. Ihr Hauptmerkmal besteht darin, daß sie die Gestalten der vegetativen und der Übergangsformen behalten und von Anfang an keine geformten Inhaltsbestandteile, insbesondere auch keine Zellkerne oder Zellkernäquivalente enthalten. Wie

schon oben erwähnt, findet diese Art der Sporenbildung selten und hauptsächlich auf Agarnährböden statt.

In flüssigen Nährmedien mit Zusatz von wenig wirksamen Humaten, von Eisenhydroxydsakcharat, kohlensaurem Kalk, Kieselsäure, von Holz- und Knochenkohle und dgl., unter Umständen also, welche die Entwicklung dieser zweiten Form der vegetativen Zustände *sensu latiore* begünstigen, geht die Entwicklung der fruktifikativen Formen und die Sporenbildung in anderer Weise vor sich. Hier muß man zwei Fälle unterscheiden, und zwar, ob die fraglichen Formen sich an der Oberfläche oder in der Tiefe der Nährlösung weiter entwickeln. Im ersten Falle löst sich nach mehreren vorbereitenden Teilungen, welche zu immer kürzeren und mehr abgerundeten Zellen führen, die Mutterzellmembran der letzteren in Schleim auf, die Zellen runden sich ab und nehmen Kokkengestalt an; im Zellinhalt wird Glykogen in reichlicher Menge aufgespeichert, es erscheint ein individualisierter Zellkern, welcher durch Teilungen in vier Tochterkerne zerfällt, der Kokkus nimmt eine charakteristische wabige Struktur an, umhüllt sich schließlich mit einer derben Membran und wird zur Spore. Hier verläuft also der Akt der Sporenbildung in der gewöhnlichen Weise vor sich, wie wir ihn in mit wirksamen Humaten versetzten Nährlösungen kennen gelernt haben. Anders gestaltet sich die Weiterentwicklung in den in der Tiefe der betreffenden Nährlösungen vegetierenden Stäbchen. Wie schon im Kapitel über allgemeine Morphologie hervorgehoben wurde, werden in den betreffenden Nährlösungen eigentümliche „Gallertkolonien" gebildet, welche an die Schleimkolonien gewisser einzelliger Algen (*Glococapsa*, *Aphanocapsa*) lebhaft erinnern. Diese Gallertkolonien haben je nach Art der Zusatzstoffe verschiedene, für bestimmte Stoffe jedoch zumeist sehr charakteristische Form und Größe. Insbesondere begünstigt Eisenhydroxyd, desgleichen Manganhydroxyd namentlich, wenn dasselbe für sich allein in Anwendung kommt und in größeren Mengen zugesetzt wird, die Entwicklung der Gallertkolonien; die Kolonien, welche dann zum Vorschein treten, sind durch ihre Mächtigkeit und Größe sowie durch die Dichtigkeit und Schichtung der Schleimhüllen besonders ausgezeichnet. Ein ungefähres Bild, wie solche Gallertkolonien sich bilden, geben die Figuren 9 *a*—*c* der Taf. VII, welche die Anfangsstadien einer jungen und durch Zellteilungen sich vergrößernden Kolonie darstellen. In älteren Kulturen von 3—5 Tagen wach-

sen diese Kolonien zuweilen zu solcher Größe heran, daß eine einzelne Kolonie das ganze Gesichtsfeld und darüber hinaus einnehmen kann. Dabei sind die Gallerthüllen namentlich junger Kolonien manchmal so dicht, daß sie sich schon unter gewöhnlichen Beobachtungsbedingungen, ohne Färbemittel, von der umgebenden Flüssigkeit abheben; sonst werden sie mittels verdünnter Methylenblaulösung (1 : 10) oder noch besser einer nicht zu konzentrierten wässerigen Mischung von Methylgrün und Fuchsin sichtbar gemacht; letzteres Färbemittel bietet noch den Vorteil, daß es eine Differenzialfärbung der Zellkomponenten und der die Zellen umgebenden Schleimhüllen verursacht. Auch die übrigen oben erwähnten Zusatzstoffe bewirken die Schleimhüllenbildung, doch ist die Art ihrer Wirkung eine andere und die daraus resultierenden Gallertkolonien sind anders gestaltet. So sind die bei Zusatz von kohlensaurem Kalk entstehenden Gallertkolonien bedeutend kleiner und ihre Gallerthülle dünner und kompakter, nach außen scharf begrenzt; ältere, noch nicht verflüssigende Kolonien zeigen oft Kugelgestalt und die in ihnen eingeschlossenen Zellen sind mit ihren Schleimkapseln nach Art einer *Gloeocapsa* so ineinander geschaltet, daß man ihre gemeinsame Abstammung von einer einzelnen Zelle genau verfolgen kann. Ein anderes Bild bieten wieder die „auf Holzkohle“ gewachsenen Kolonien. Dieselben sind im jugendlichen Zustand von den auf kohlensaurem Kalk gewachsenen nur wenig verschieden; ältere, aus zahlreichen (20 und mehr) Zellen bestehende Kolonien weisen nur eine gemeinsame, scharf umschriebene Gallerthülle auf, in welcher die haufenweise und ohne ihre eigenen Schleimkapseln zusammengedrängten Zellen wie in einem Sack eingeschüttet liegen. Mit Knochenkohle versetzte Nährlösungen zeigen nur vereinzelte und schwach entwickelte Schleimkolonien, wobei letztere auch ganz ausbleiben können, während Kieselsäurenährboden deren Entwicklung ebenfalls begünstigt.

Diese Beispiele mögen genügen, um die Tatsache festzustellen, daß die Bildung von Gallertkolonien durch Azotobacter keine regelmäßige Erscheinung ist, vielmehr nur als eine durch bestimmte Reizmittel hervorgerufene Funktion des Zelllebens aufzufassen ist; sie ist demnach sowohl in physiologischer als auch in morphologischer Beziehung nur als eine „Anpassungform“ der in irgend einer Weise gestörten Zelllebensfunktionen zu betrachten. Indem ich bezüglich der physiologischen Rolle dieser Anpassungsformen auf

den zweiten Teil dieser Abhandlung verweise, knüpfe ich die weitere Darstellung der morphologischen Entwicklung des Azotobacter an die vegetativen Stäbchen *sensu latiore* wieder an.

Diese Stäbchen, die sich, wie oben dargetan wurde, unter den gleichen Bedingungen, wie die „Gallertkolonien" entwickeln, müssen vom physiologischen und morphologischen Standpunkte aus ebenfalls als „Anpassungsformen" betrachtet werden; da sie nämlich, wie oben schon erwähnt, in denselben Nährsubstraten und unter denselben Bedingungen wie die Gallertkolonien entstehen, so muß auch die Ursache ihrer Entstehung die gleiche sein. Dies beweist ihre Weiterentwicklung ganz evident. Es wäre ganz falsch, wenn man auf Grund der bisherigen Untersuchungen annehmen wollte, daß nur die Kokkenformen des *Azotobacter chroococcum* sich mit Schleimhülle umgeben; dies tun auch die vegetativen Stäbchen der zweiten Kategorie, nur wurden diese Phasen der Entwicklung von den früheren Forschern übersehen. Fig. 11, Taf. VII, zeigt uns eine kettenförmige Gruppe von Stäbchen dieser Art, und zwar in *a* unter gewöhnlichen Beobachtungsbedingungen in Wasser, in *b* dieselbe Gruppe nach Behandlung mit Methylenblau aus einer Kultur mit kohlensaurem Kalk und Glukose; in *c* ist ein aus mehreren, jedoch durch Scheidewände nicht getrennten Zellen zusammengesetzter Faden mit Fuchsin- Methylgrünlösung behandelt, abgebildet; im letzteren Bilde ist auch der intensiv gefärbte Inhalt mit chromatischen Körnchen gezeichnet. Solche Bilder sind in Kulturen mit beginnender Gallertkolonienbildung sehr häufig anzutreffen. Sie beweisen, daß die Gallertumhüllung schon an jungen, stäbchenförmigen Zuständen beginnt und ihren Höhepunkt mit Ausbildung der Kokkenformen im Fruktifikationsstadium erreicht. Man kann die Entwicklung dieser Gallerthüllen von den einfachen und Doppelstäbchen an durch alle intermediären Stadien der Kurzstäbchen und Biskuitformen bis zu den mit stark gequollenen Schleimhüllen umgebenen Kokken und größeren Gallertkolonien derselben Schritt für Schritt verfolgen. Ob sämtliche Zellen einer solchen Kultur diese Evolution durchmachen, scheint mir sehr unwahrscheinlich. Notwendig ist es nicht, da ja in einer Flüssigkeitsschicht von zirka 2—3 cm Höhe verschiedene Bedingungen der Aeration u. dgl. in den verschiedenen Schichten sein müssen; tatsächlich findet man in einer jeden, selbst sehr stark „verschleimenden" Kultur eine Anzahl von Stäbchen und Kokken, die keine Schleimhüllen besitzen. Eine wei-

tere Tatsache ist es, daß man in jungen Kulturen an der Oberfläche und in den oberen Schichten der Nährlösung Gallertkolonien so lange vermißt, bis dieselben sich am Boden des Kulturgefäßes und überhaupt in den tieferen Schichten der Flüssigkeit gebildet haben; erst dann wandern sie nach oben, um sich hier unter dem Einfluß der Luft, soweit die übrigen Lebensfaktoren in genügender Quantität und Qualität vorhanden sind, in normale Formen umzuwandeln.

Die in den Gallertkolonien eingekapselten Stäbchen und Kokken vermehren sich in gewöhnlicher Weise durch Zweiteilungen, wobei sich die aus den Teilungen hervorgegangenen Tochterzellen nach ihrem Anseinanderweichen jede für sich mit einer besonderen, mehr oder weniger scharf gezeichneten Membran umgibt, welche ihrerseits wieder mehr oder weniger verquillt. Ist die Verquellung stark, dann fließt die neue Membran mit dem Schleim der verquollenen Membranen älterer Generationen zu einer homogenen Masse zusammen; ist sie dagegen gering, dann sieht man dieselbe als innere Kapsel in den äußeren Kapseln der Mutterzellen liegen und es entstehen Bilder, die den Gallertkolonien von *Gloeocapsa* vollkommen gleichen. Die im Innern der Gallerthüllen liegenden Stäbchen und Kokken sind stets unbeweglich, sie können jedoch aus der Gallerthülle jederzeit ausschlüpfen, und ich habe öfters dieses Ausschlüpfen direkt beobachtet. Auch kann man das Ausschlüpfen durch einen gelinden Druck auf das Deckgläschen mechanisch herbeiführen, woraus, wie aus dem schwachen Lichtbrechungsvermögen, auf eine lose Beschaffenheit der Schleimhüllen geschlossen werden kann. Es bleibt dann an der Stelle, wo der Kokkus sich befand, ein leerer, nach außen wie gefranster Raum zurück. Diese Erscheinungen deuten auch darauf hin, daß ein organischer Zusammenhang zwischen den Schleimhüllen und den in dieselben eingebetteten Zellen nicht besteht und daß erstere wohl nur als Schutzmittel gegen irgend welche schädliche Einflüsse der Umgebung von den Zellen nach außen abgeschieden werden.

Die in Schleimhüllen eingebetteten Stäbchen teilen sich ebenso wie die hüllenfreien nur nach einer Richtung des Raumes, senkrecht zu ihrer Längsachse. Anders verhält sich die Sache bei den Kokkusformen. Diese können sich sowohl in der Längsrichtung oder, präziser ausgedrückt, in der Wachstumsrichtung der Mutterstäbchen, aus denen sie hervorgegangen sind, aber auch senk-

recht zu dieser Richtung teilen. Ich habe diesen Wechsel in den Teilungsflächen an jungen Kolonien direkt unter dem Mikroskop verfolgen können. Es wäre jedoch falsch zu meinen, daß die aufeinanderfolgenden Teilungsebenen sich, wie beim *Micrococcus*, regelmäßig miteinander kreuzen. Im Gegenteil teilt sich der *Azotobacter-coccus* ebenso gut und häufig nur nach einer Richtung des Raumes, in welchem Falle die wohl zuerst von H. Fischer (2) beobachteten *Streptococcus*-Ketten und -Fäden entstehen; gehen die Teilungen nach zwei Richtungen des Raumes vor sich, dann entstehen Zellenflächen aus 4 bis 8 Gliedern (s. Taf. VIII, Fig. 1 *a* und *b* und Erklärung), wie bei der Algengattung *Merismopedia*. Größere Zellenflächen habe ich bis jetzt nicht beobachtet. H. Fischer sagt (a. a. O., S. 137), daß *Azotobacter* sich nacheinander nach allen drei Richtungen des Raumes teilt, wodurch die charakteristischen *Sarcina*-Pakete entstehen. Ich habe diese Angabe H. Fischer's nicht bestätigen können, trotzdem ich mir alle erdenkliche Mühe gegeben habe, die Art und Weise der Entstehung der sogen. Sarcinaformen klarzulegen; ich habe aber nur dies konstatieren können, daß die in jungen Kolonien eingeschlossenen Kokken ihre gegenseitige Lage fortwährend wechseln und sich vorwiegend nur nach einer Richtung des Raumes teilen. Übrigens zeigen die sarcinaartigen Kolonien des *A. chroococcum* nie die für die Gattung *Sarcina* charakteristischen regelmäßigen Würfelpakete, vielmehr stellen sie im Jugendzustande mehr oder weniger der Kugelgestalt genäherte und in älteren Kulturen, wo sie sich zu größeren Anhäufungen vereinigen, Konglomerate von unregelmäßiger Gestalt dar, in denen die einzelnen Zellen verschieden, meist aber kettenartig durch seitliche Ausläufer miteinander verbunden sind. Nach alledem muß die Ansicht H. Fischer's, „daß *Azotobacter* alle drei Hauptgattungen der Kugelbakterien (*Streptococcus*, *Micrococcus* und *Sarcina*) in sich vereinigt“, bis auf weiteres als nicht bewiesen zurückgewiesen werden.

Was den Teilungsakt der Azotobacterkokken selbst anlangt, behauptet H. Fischer, daß dieselben sich „ohne vorherige Längsstreckung, wie das für die Coccaceen als Regel gilt, teilen“. Ich muß auch dieser Behauptung Fischer's widersprechen. Die Azotobacterkokken sind nach vollzogener Teilung und Isolierung der Tochterzellen einförmig kugelrund. Bevor sie sich von neuem teilen, strecken sie sich nach einer Richtung, nehmen längliche Gestalt

an und erst dann erscheint in der Mitte der länglichen Zelle die Anlage der Scheidewand (Taf. VII, Fig. 5 *z* und 10 *d*, das obere Paar), die sich allmählich verdickt, während gleichzeitig an dieser Stelle eine Einschnürung der Mutterzelle zum Vorschein kommt. Denselben Vorgang habe ich übrigens schon vor 25 Jahren (24) für die Gattung *Micrococcus* in ihrer heutigen Begrenzung — an dem von mir näher studierten Harnferment *Micrococcus ureae*, oder wie ich ihn damals wegen der sich regelmäßig kreuzenden Teilungsebenen benannte, *Merista ureae* beobachtet; doch will ich damit noch nicht sagen, daß bei anderen *Micrococcus*-Arten die Teilungen in der von Migula (25) geschilderten Weise, d. h. ohne vorherige Längsstreckung, nicht vor sich gehen.

Bezüglich der übrigen morphologischen Merkmale der in den Gallertkolonien sich vermehrenden Kokken wäre noch zu erwähnen, daß dieselben von verschiedener Größe sind und einen verschiedenen differenzierten Inhalt zeigen. Die einen sind verhältnismäßig groß, 5 bis 6 μ im Durchmesser, und zeigen einen mehr homogenen Inhalt, der sich mit Fuchsin-Methylgrün gleichmäßig tief ziegelrot bis karminrot färbt; auch die sie umgebende äußere Schleimhülle nimmt diese Farbe schnell an und koaguliert zu tief karminroten Flecken, die den Kokkus allseitig umhüllen. Nach diesem Verhalten gegenüber dem genannten Farbstoffe und den übrigen Anilinfarben zu schließen, wäre diese Art von Kokken morphologisch den vegetativen Stäbchen der zweiten Kategorie gleichzustellen. Eine zweite Form von Kokken zeigt eine deutliche Differenzierung des Zellinhalts und eine ausgesprochen wabige Struktur; sie enthalten neben Glykogen in reichlicher Menge noch 1, 2 bis 4 Zellkerne oder Zellkernäquivalente, die gewöhnlich peripherisch der äußeren Membran der Zelle angelagert sind. Diese Kokken färben sich im Gegensatz zu den ersteren nur sehr schwer und auch dann nur teilweise; zuerst und verhältnismäßig schnell färbt sich die äußere Membran und erscheint als ein tiefblauer Saum um den Kokkus herum; erst später, nach einer bis mehreren Stunden, färben sich die Zellkernelemente intensiv blau bis violettschwarz; zuweilen wird auch das feine wabige Netz zwischen den Glykogentröpfchen blau gefärbt.

Die in der Tiefe der Nährlösungen vegetierenden Gallertkolonien gelangen früher oder später an die Oberfläche und schließen erst hier ihren Entwicklungsgang ab. Ob sie dabei zufolge der starken

Verquellung ihrer Membranen passiv emporgehoben werden, oder ob sich an diesem Vorgang die in ihnen eingeschlossenen Zellen aktiv beteiligen, muß ich dahingestellt sein lassen. Ich halte die erstere Möglichkeit für wahrscheinlicher, denn der Schleim ist von sehr losem Gefüge und man sieht in älteren Kulturen kleinere und größere Schleimflocken in der Flüssigkeit schwimmen und wohl auch hinaufsteigen; auch habe ich nie ältere und ausgewachsene Kolonien umherschwärmen gesehen; nur ganz junge, erst in Entstehung begriffene Kolonien, die eigentlich eine einzelne Kokkuszelle, die sich in eine Gallertkolonie verwandelt, darstellen, habe ich zuweilen im Schwärmerzustand gesehen, wovon weiter unten im Abschnitt über Regenerationsformen noch die Rede sein wird.

Sobald die Kolonien an die Oberfläche der Flüssigkeit gelangen, beginnt der Auflösungsprozeß der Schleimhüllen. Die Schleimhüllen quellen stark auf, der Schleim wird immer dünner und loser und löst sich schließlich in der umgebenden Flüssigkeit ganz auf. Behandelt man die in Auflösung begriffenen Kolonien mit den schleimkoagulierenden Farbstoffen, so erhält man Bilder, wie solche die Figuren 10 *a—d* der Taf. VII veranschaulichen. Ist die Schleimauflösung noch weiter fortgeschritten, so erhält man nach Behandlung mit Färbemitteln nur einen feinen Niederschlag, welcher sich wolkenartig oder auch sternförmig um die frei gewordenen Kokken absetzt (Fig. 6 *C* und 10 *c*, Taf. VII). In diesem Stadium der Schleimauflösung ist zumeist schon eine derbe, doppelt konturierte Membran um die freigewordenen Kokken gebildet; durch weitere Verdickung derselben und Differenzierung in eine äußere, sich braun verfärbende und eine innere, hell bleibende Schicht (das Exo- und Endosporium) wird schließlich der Kokkus zur Spore. Die fertigen Sporen können wieder die gleichen Modifikationen zeigen wie die Kokken, aus denen sie sich entwickelt haben: ihr Inhalt ist entweder nur wenig differenziert und dann stark färbbar oder zeigt eine deutliche Differenzierung in Körnchen von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen und nimmt Anilinfarben nur langsam und in nur auf einzelne Inhaltsbestandteile beschränkter Weise auf; die Kokken der ersten Kategorie bilden die normalen, die gekörnten und stark lichtbrechenden Sporen zum Teil normale, zum anderen Teil abortive Formen. Bei ersteren lösen sich mit der fortschreitenden Reife die „Körnchen“ auf, bei letzteren häufen sie sich in der Spore in immer größeren Mengen an und fließen

zu einer stark lichtbrechenden, homogenen Masse, welche den ganzen Innenraum der Spore ausfüllt, zusammen. Sind die Bedingungen zur normalen Sporenbildung nicht vorhanden, dann werden Sporen nicht oder nur vereinzelt gebildet und es treten Involutionsformen anderer Art auf.

Andere Modifikationen der Sporenbildung beruhen darauf, daß die mit dicken Membranen umgebenen und stark färbbaren Stäbchen sich mit Schleimhüllen nicht umgeben, sondern als solche sich durch Teilungen lebhaft vermehren und zu dichten und großen Anhäufungen auswachsen, welche sich schließlich in Sporenhaufen verwandeln. Diese Art der Sporenbildung findet namentlich auf festem Agarnährboden statt.

Schwärmerzustände und Geißeln. Über die Schwärmerzustände des *A. chroococcum* finden sich in der Literatur nur vereinzelte Angaben. Beijerinck (1, S. 577) sagt, daß nur in ganz jungen Kulturen von 24 Stunden eine Anzahl Stäbchen schwache Beweglichkeit zeigt. Da er beim Nachweis der Geißeln auf Schwierigkeiten stieß, wurden auf seine Bitte von Prof. Zettnow in Berlin Präparate angefertigt, welche eine einzelne polare Geißel für die Mehrzahl der beweglichen Individuen ergaben. Beijerinck bemerkt jedoch, daß einzelne Individuen „sicher mehr als eine Geißel, und zwar in seitlicher Stellung, wenn auch dem Pole genähert, besitzen“. Die Angaben Beijerinck's wurden später von Löhnis und Westermann (10) überprüft; diese bestätigen, daß Azotobacter nur in sehr jungen Entwicklungsstadien beweglich ist und eine einzelne polare Geißel besitzt. Andere Forscher haben bald keine, bald eine schwache Beweglichkeit der Stäbchenformen beobachtet; nur Krzemieniewski (14) erwähnt, daß junge Azotobacterzellen, „in Kondensationswasser gebracht, sich lebhaft bewegen“. Die Kokkenformen sollen nach übereinstimmenden Angaben sämtlicher Forscher ganz unbeweglich sein.

Dem entgegen habe ich gefunden, daß Azotobacter in allen seinen Entwicklungsphasen mit Ausnahme des Sporenzustandes Eigenbewegung besitzt. Freilich ist seine Beweglichkeit in Beijerinck'scher Mannit- oder Glukosenährlösung und in den anderen gewöhnlich verwendeten Nährmedien nur eine beschränkte. Wird jedoch die Beijerinck'sche Nährlösung mit geringen Mengen solcher Stoffe versetzt, welche seine Entwicklung und Vermehrungsfähigkeit befördern, dann stellt sich mit der gesteigerten Vermeh-

rung auch eine gesteigerte Schwärmfähigkeit ein. Am günstigsten wirken auf die Eigenbewegung die wirksamen natürlichen Humate und ich habe selbst in Tropfenkulturen mit solchen Nährlösungen Vegetationen erzielen können, deren Individuen von der Auskeimung aus den Sporen an, bis zur Bildung von neuen Sporen lebhaft umherschwärmten; dabei waren zu Anfang sämtliche Individuen, später mit Ausbildung der Übergangs- und der Kokkenformen wenigstens die Mehrzahl derselben lebhaft beweglich. Die Bewegungen der jungen vegetativen Stäbchen sind im großen und ganzen denjenigen ähnlich, welche bei den peritrich begeißelten Bazillen beobachtet werden; nur längere, aus 3—4 Gliedern bestehende Ketten von Stäbchen führen keine Kreiselbewegungen aus und schlagen keine Purzelbäume; gewöhnlich schwimmen sie eine Zeitlang in einer Richtung vorwärts, um dann, ohne umzukehren, denselben Weg zurückzumachen oder einen anderen einzuschlagen. Die in Kokken sich umwandelnden Einzel- und Doppelkurzstäbchen sind zumeist noch lebhaft beweglich und schwärmen unter fortwährendem Wechsel der Bewegungsrichtung in bogigen und kreisförmigen Windungen umher; dagegen bewegen sich Einzelkokken unter schraubenförmiger Drehung um ihre Achse bald schwerfällig, bald pfeilschnell nach einer Richtung. Präparate, die ich unter Anwendung der Löffler'schen Geißel-Färbemethode[1]) angefertigt habe, ergaben peritriche Begeißelung für die vegetativen Stäbchenstadien und eine einzelne Geißel für die Kokkenstadien. Die Zahl der Geißeln wechselt je nach dem Alter der Stäbchen: die jüngsten Stadien zeigen 10—12 und mehr Geißeln, an älteren Stäbchen zählt man deren 4—6—8 und an den Übergansformen 2—4, manchmal sogar nur eine einzige Geißel. Die Geißeln sind peitschenartig gewunden und 3—4 bis mehrmal so lang, als der Längs-

[1]) Um schöne, instruktive Geißelpräparate mit dieser Färbemethode vom Azotobacter zu erhalten, ist es wichtig, den Kulturtropfen mit angewärmtem Leitungswasser entsprechend zu verdünnen und die Präparate nicht über einer Bunsenflamme zu erhitzen. Ich habe das von vielen Seiten empfohlene Aufkochen der Präparate über der Bunsen- oder Spiritusflamme, welches nur Zerrbilder verursacht, verworfen und die mit Beize belegten Ausstrichpräparate nur auf kurze Zeit über Wasserdämpfen bis zur schwachen Dampfentwicklung erwärmt, wonach die Farblösung ebenfalls nur für sehr kurze Zeit (15—30 Sekunden) kalt aufgetröpfelt und sofort wieder abgespült wurde. Man erhält so sehr klare und detritusfreie Bilder.

durchmesser der Zelle; sie entspringen an beliebigen Stellen des Zellumfangs, bei kurz stäbchenförmigen Zellen polar an der verjüngten Spitze oder auch seitwärts. Fig. 2, Taf. VIII veranschaulicht die verschiedenen Formen der Begeißelung. Zu erwähnen wäre noch, daß Geißeln sehr leicht abgeworfen werden und daß man bei nur etwas roher Behandlung der Ausstrichpräparate zwar eine Unmasse von abgeworfenen Geißeln, aber nur geißellose Stäbchen erhält. An manchen aus ganz jungen (4—6-stündigen vom Zeitpunkt des Erscheinens der ersten vegetativen Stäbchen gerechnet) Tropfenkulturen angefertigten Präparaten sah ich an einzelnen Stäbchen und Stäbchengruppen eine Masse von sehr feinen und verhältnismäßig kurzen Cilien vom ganzen Zellumfange entspringen, doch habe ich die Sache, anderer Arbeiten wegen, nicht weiter verfolgt und es müssen spätere Untersuchungen entscheiden, ob Azotobacter in den allerjüngsten Stadien nicht etwa zahlreichere und anders geformte Geißeln besitzt.

Sporen und Sporenkeimung. Die Sporen des *Az. chroococcum* sind bald kugelrund, bald von länglich ovoider Gestalt, zuweilen bei Diplosporen an den freien Enden schwach zugespitzt oder geschnäbelt, bei größeren Ketten- oder Haufenverbänden an den Berührungsstellen abgeplattet. Sie sind nach außen von einer derben, doppelt konturierten Membran, welche sich mit Anilinfarben stark tingiert und eine äußere dunklere, braun gefärbte und eine innere, hellere Schicht (Exosporium und Endosporium) erkennen läßt, umgeben. Ihr Inhalt ist entweder homogen und wenig differenziert oder mit stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt; im ersteren Falle wird er durch Anilinfarblösungen gleichmäßig und intensiv gefärbt, im letzteren bleibt die Färbung anfangs ganz aus, um erst nach längerer Zeit einzelne Körnchen des Zellinhalts als gefärbt erscheinen zu lassen, der Rest bleibt ungefärbt bis auf eine unmittelbar unter der Sporenhaut liegende, dünne Schicht, die zumeist ebenfalls gefärbt wird, und zwar gleichzeitig mit der Sporenmembran. Wendet man konzentrierte Farblösungen an, so werden Sporenmembran und die darunter liegende Schicht so intensiv gefärbt, daß der ungefärbt gebliebene übrige Inhalt ganz verdeckt wird.

Bringt man nun Sporen in einen Tropfen geeigneter Nährlösung und beobachtet sie in der feuchten Kammer bei einer Temperatur von 25—28° C., so sieht man in den ersten 3 bis 5 Stunden keine Veränderungen an ihnen weder in der äußeren Form noch im

Inhalte. Erst nach dieser Zeit erscheinen die Sporen etwas vergrößert, als wenn sie gequollen wären; doch ist diese Quellung auch in den späteren Keimungsstadien nur sehr gering. In den mit homogenem Inhalt erfüllten Sporen gibt sich der beginnende Keimungsprozeß dadurch kund, daß der Inhalt sich aufzuhellen beginnt; dann erscheinen in dem homogenen Inhalt zuerst auf der einen Seite der Spore, dann auch auf der gegenüberliegenden stärker lichtbrechende Streifen von bogenförmiger oder halbmondförmiger Gestalt, die mit ihren weit geöffneten Armen sich einander nähern und zu einem geschlossenen Kreis zusammenfließen, um sich schließlich im Zentrum zu einem stark glänzenden Körnchen zu kondensieren (Taf. VIII, Fig. 3 *b*, *c*). Dieses Körnchen teilt sich nach einiger Zeit in zwei, dann jedes von den Tochterkörnchen vom neuen in zwei, so daß schließlich im Zellinhalt vier glänzende Körnchen erscheinen und sich exzentrisch an der Peripherie desselben lagern. Jetzt erscheint der von der Sporenmembran umgebene zentrale Körper ebenso lichtbrechend wie in den mit lichtbrechenden Körnchen erfüllten und nicht oder eigentlich schwer tingierbaren Inhaltsbestandteilen. Dieser zentrale, lichtbrechende Körper ist der im Innern der Sporen vorgebildete Keimling. Er zieht sich zusammen, legt sich mit einem Ende an irgend einer Stelle der Sporenmembran an, während sein hinteres Ende sich von der Sporenmembran zurückzieht (Taf. VIII, Fig. 3 *d*). An der Stelle, wo der Keimling der Sporenmembran sich angelegt hat, wird diese nach und nach resorbiert, es entsteht hier eine Öffnung, durch welche der Keimling sich nach außen herausdrängt, während sein hinteres Ende in der Sporenmembran noch stecken bleibt (T. VIII, Fig. 3 *e*). Zuweilen dauert es sehr lange, bis der Keimling sich aus der Sporenhülle herauszwängt. Ist dies geschehen, so liegt er neben der leeren Sporenhaut als ein kleiner *Coccus* von der Form und Beschaffenheit, wie es diejenigen sind, welche bei beginnender normaler Sporulation beobachtet werden (Taf. VIII, Fig. 3 *f*); er unterscheidet sich von letzteren nur dadurch, daß er nicht so stark lichtbrechend ist und außer den an der Peripherie gelegenen, glänzenden Körnchen keine anderen lichtbrechenden Elemente aufweist.

Der Keimungsprozeß der nicht oder schwer tingierbaren Sporen verläuft im Prinzip in der gleichen Weise mit dem einzigen Unterschied, daß hier, da die lichtbrechenden Körnchen schon vorgebildet sind, die zu ihrer Formation führenden Erscheinungen in

Wegfall kommen. Jedenfalls verliert der zentrale Körper der Spore zunächst das starke Lichtbrechungsvermögen und wird mehr opak durch Auflösung und Vermischung der übrigen nicht färbbaren Inhaltsbestandteile. Ist nun bloß ein lichtbrechendes Körnchen enthalten, so vergrößert sich zunächst dasselbe und teilt sich in zwei, dann in vier Körnchen; sind zwei solche Körnchen vorhanden, so spalten sie sich durch Teilung in vier, die dann eine peripherische Lage einnehmen. Es kommen jedoch auch unreife Sporen vor, wo die vier Körnchen von Anfang an vorgebildet sind; dann ist der Keimling fertig und er bricht in der oben beschriebenen Weise nach außen durch.

Die abgeworfene Sporenhaut (Taf. VIII, Fig. 3 *s*) zeigt an ihrem ganzen Umfange eine doppelte Kontur mit Ausnahme der Stelle, an welcher sie durch den Keimling durchbrochen wurde; sie ist an dieser Stelle einfach konturiert.

Der junge, aus der Sporenhaut entschlüpfte Keimling wächst bald in die Länge und nimmt eine ovoide oder kurz zylindrische Gestalt mit abgerundeten Enden an. Während seines Wachstums teilen sich die lichtbrechenden Körnchen noch einmal, indem sie gleichzeitig von der Peripherie in die Mitte der Zelle rücken, so daß schließlich acht Körnchen in der jungen Zelle liegen (Taf. VIII, Fig. 3 *g*). Nun wird in der Mitte der Zelle eine Querwand angelegt und der junge Keimling zerfällt in zwei Tochterzellen, von denen jede vier Körnchen erhält; diese fließen zu einem einzigen, stark lichtbrechenden Korn zusammen, die beiden kokkusartigen Zellen wachsen stark in die Länge und formen sich in Stäbchen von ansehnlicher Länge um (Taf. VIII, Fig. 3 *i*, *k*). Damit ist das Keimungsstadium des Azotobacter beendigt und er tritt in das vegetative Stadium seines Lebens ein.

Die vegetativen Formen des Azotobacter können jedoch nicht nur aus den eigentlichen Sporen, sondern auch aus den Vorstadien derselben, d. h. aus den sporulierenden Kokken entwickelt werden. Bringt man Gallertkolonien mit Kokken aus einer alten Kultur (ich habe dazu Gallertkolonien von der Oberfläche der Nährlösung einer 2—3 Wochen alten Kultur verwendet, deren Hauptvegetation längst abgeschlossen war, in welcher aber kleine Gallertkolonien an der Oberfläche als „Nachzügler“ der Hauptvegetation noch wochenlang erschienen) in frische Nährlösung in die feuchte Kammer, so sieht man, wie die Kokken nach etwa 2—3 Stunden ihre Hüllen

durchbrechen und nach außen treten (Taf. VIII, Fig. 4 *b*). Der Vorgang spielt sich in der Weise ab, daß die äußeren Schleimhüllen aufgelöst werden, während die innere, den Kokkus unmittelbar umhüllende, derbere und in unserem Falle doppelt konturierte Membran zum Teil resorbiert, zum anderen Teil wohl gesprengt wird, so daß eine weit klaffende Öffnung entsteht, durch welche der Kokkus herausschlüpft. Die entleerte Hülle zeigt eine napf- oder fingerhutförmige Gestalt und doppelte Umrisse. Der junge Keimling zeigt die gleiche Form und die gleiche Struktur, wie der aus der Spore herausgeschlüpfte; er entwickelt sich auch genau in derselben Weise, wie der letztere, in der drittnächsten Generation zum vegetativen Langstäbchen (Taf. VIII, Fig. 4 *d*, *e* und deren Erklärung).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß auch Krzemieniewski die Keimung solcher noch nicht in Dauersporen umgewandelten Kokken gesehen und in den Textfiguren seiner Abhandlung abgebildet hat (14. S. 940, Fig. 1), doch hat er übersehen, daß der Keimling nicht als Stäbchen, sondern als Kokkus aus der Sporenhaut entschlüpft.

Aus diesen Beobachtungen darf geschlossen werden, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen den sporulierenden Kokken und den eigentlichen Dauersporen nicht besteht; vielmehr sind beide Formen nur als verschiedene Entwicklungsstufen einer in morphologischer und physiologischer Beziehung gleichwertigen, einheitlichen Form zu betrachten. Im zweiten Teil dieser Arbeit werde ich auch den Beweis erbringen, daß *A. chroococcum* unter Umständen die Fähigkeit der Sporenbildung *sensu strictiore* einbüßt, d. h. daß er die Fähigkeit verliert, im Fruktifikationsstadium Schutzmembranen um die Kokken auszubilden. Dadurch wird aber weder der morphologische Charakter der Kokkusformen, noch deren biologische und physiologische Rolle alteriert; sie bleiben trotzdem als besondere Fortpflanzungsorgane — nur von geringerer Widerstandsfähigkeit gegen äußere schädliche Einflüsse — bestehen und sind als End- und Ruhestadien der vegetativen Propagation zu betrachten, wie dies im nächsten Kapitel noch näher begründet werden soll.

Die Involutionsformen. Die Mannigfaltigkeit in der äußeren Gestalt der Azotobacterzellen, die wir schon im normalen Entwicklungsgange und bei günstigen Lebensbedingungen beobachten, äußert sich in noch höherem Grade unter ungünstigen Lebensverhältnissen. Es entstehen dann ganz bizarre und eigen-

tümliche Formen und Gestalten, deren Zugehörigkeit zu Azotobacter Zweifel erregen könnte, wenn nicht durch direkte Beobachtungen und Kontrollversuche erwiesen werden könnte, daß man mit demselben Organismus zu tun hat. Die Zahl dieser als Involutions- oder Degenerationserscheinungen aufzufassenden Formen ist eine Legion; mehrere von ihnen wurden schon von anderen Forschern beobachtet und beschrieben. Er wäre vergebliche Mühe und fruchtlose Arbeit, alle diese Formen hier anzuführen und zu beschreiben; es genügt, wenn ich die am meisten charakteristischen, ferner diejenigen Formen registriere, welche entweder zu falschen Deutungen und Hypothesen Veranlassung gaben oder vom morphologischen und physiologischen Standpunkte besonders interessant erscheinen.

Sämtliche morphologische Entwicklungsphasen des Azotobacter bilden unter ungünstigen Lebensverhältnissen ihre besonderen Involutionsformen aus, die je nach dem Nährboden und den sonstigen Bedingungen mehr oder weniger voneinander differieren, aber in ihrem äußeren Habitus und ihrer inneren Struktur die Grundform, aus der sie sich entwickelt haben, erkennen lassen. Wir wollen demnach unsere Revue der Involutionsformen auf Grund der normalen Entwicklungsformen basieren.

Im allgemeinen beginnen die Involutionserscheinungen mit gewissen Veränderungen in der inneren Struktur der Zelle und Umformung der Zellbestandteile, wobei die äußere Form der Zellen anfangs unverändert bleibt; sie liegen demnach in diesem Stadium auf cytologischem Gebiet und es soll darüber im nächsten Kapitel das Wichtigste berichtet werden. An dieser Stelle mag nur hervorgehoben werden, daß in den meisten Fällen die Erscheinungen einer beginnenden Degenerationen mit der Vakuolisierung des Zellinhalts ihren Anfang nehmen. Im normalen Lebenslauf der Zelle sind im Zellinhalt entweder gar keine oder nur vereinzelte und kleine Vakuolen zu sehen; wird jedoch der normale Zustand durch Mangel oder Überfluß an gewissen Lebensfaktoren gestört, dann erscheinen im Zellinhalt zahlreiche und große Vakuolen, welche öfters zu einer großen, das ganze Zelllumen ausfüllenden Vakuole zusammenfließen und das normale Lebensbild der Zelle ganz verändern. Eine zweite Erscheinung der beginnenden Desorganisation beruht auf der Vermehrung der lichtbrechenden, chromatischen Einschlüsse des Protoplasten, wodurch die Zelle ein stark körniges Aussehen erhält.

Diese chromatischen Zellkernelemente sind anfangs von derselben Beschaffenheit wie in normalen Zellen; später erleiden sie gewisse stoffliche Veränderungen und reagieren nicht mehr auf Farbstoffe und andere Reagenzien in der gewöhnlichen Weise. Sobald diese stofflichen Veränderungen sich vollzogen haben, ist die Zelle ganz abgestorben und nicht mehr entwicklungsfähig. Gewöhnlich, wenn auch nicht immer. geht mit diesen stofflichen Veränderungen des Zellinhalts eine Umgestaltung der äußeren Form der Zellen Hand in Hand.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen gehe ich zur Skizzierung der verschiedenen Involutionsgestalten über und beginne mit den vegetativen Stadien. Im einfachsten Falle stellen die vegetativen Stäbchen ihre Teilungen ein und wachsen zu Riesenstäbchen (Riesen-Diplokokken oder richtiger gesagt: „Riesen-Doppelstäbchen" Beijerinck's) oder auch zu langen Fäden heran. die sich mit größeren und kleineren Körnern erfüllen, bei größerer Anhäufung sich zu wirren Knäueln verflechten und nach längerer Zeit entweder in Auflösung übergehen oder auch erhalten bleiben; im letzteren Falle schwellen die Stäbchen und auch kürzere Fäden an irgend welcher Stelle mehr oder weniger, zuweilen sogar kugelförmig an und gewähren alsdann das Bild einer an zwei entgegengesetzten Enden keimenden Pilzspore. Fig. 5, Taf. VIII, veranschaulicht einige solcher Bilder. Die zu Fäden ausgewachsenen Stäbchen erreichen zuweilen eine sehr bedeutende Länge von 80 μ und mehr und sind in ihrem Verlaufe bald gleichmäßig dick und den Fäden irgend eines *Bacillus* ähnlich oder bilden blasige Anschwellungen und Ausstülpungen, biegen sich knieförmig um, wodurch die bizarrsten Bilder entstehen (Fig. 6, Taf. VIII). In anderen Fällen bleiben die Stäbchen kurz und verändern nur ihre Form, indem sie sich schraubenförmig krümmen und zu wurstförmigen Gebilden gestalten (Fig. 6, Taf. VIII). An solchen wurstförmigen Formen habe ich Aussprossungen des Plasmas aus den Zellen beobachtet in der Art, wie dies von Hiltner (26) für die Bakteroiden der Leguminosenknöllchen in Traubenzuckerlösungen u. dgl. beschrieben wird (Fig. 6 *z*, Taf. VIII). Ich bemerke. daß diese Aussprossungen nur an stark desorganisierten Zellen beobachtet werden, die zuweilen schon nach Übertragung in reines Wasser, sonst aber nach Zusatz von schwach alkalischen Reagenzien und basischen Farbstoffen verquellen und sich ganz auflösen.

Die Kokkenformen zeigen zwar andere Involutionsgestalten, aber die inneren Vorgänge im Zellleibe der absterbenden Individuen bleiben, im Grunde genommen, die gleichen. Auch hier beginnt der Prozeß mit der Vakuolisierung des Zellinhalts und Vermehrung der chromatischen Zelleinschlüsse und endet mit deren stofflicher Umänderung. Die jungen Kokken, welche soeben aus den Kurzstäbchen durch Verschleimung der Mutterzellmembranen entstanden sind, versuchen zwar sich mit den schützenden Schleimhüllen zu umgeben, aber sie kommen nicht zur Ausbildung von Gallertkolonien. ihre Schleimhüllen bleiben äußerst zart und lose und kollabieren bei Behandlung mit Farblösungen und Reagenzien, schrumpfen stark zusammen, wodurch die Zellen ein unregelmäßig eckiges Aussehen gewinnen. Trotzdem wachsen die Zellen weiter, füllen sich mit zahlreichen lichtbrechenden Körnchen, die mit dem Wachstum der Zelle immer größer werden (S. Fig. 7 *A*, Taf. VIII, und deren Erklärung). Diese Erscheinungen hat wohl Heinze (27) zuerst beobachtet und die fraglichen Gebilde als Sporangien mit endogenen Sporen gedeutet; in Wirklichkeit sind es absterbende oder abgestorbene, nicht weiter entwicklungsfähige Riesenzellen der Kokkuszustände. Solche Umänderungen können selbst junge Gallertkolonien erleiden, indem die in denselben eingeschlossenen Kokken sich vergrößern, mit lichtbrechenden Körperchen füllen und nach und nach den ganzen Innenraum der Gallerthülle einnehmen; letztere bleibt oft noch lange Zeit als äußere, mehr oder weniger schleimige Hülle um solche „Riesenzellen" erhalten (Fig. 7 *B*, Taf. VIII). In anderen Fällen löst sich der körnige Inhalt der Kokken vollständig auf oder es kommt gar nicht zur Differenzierung desselben, vielmehr erscheint von Anfang an im Zelllumen eine große Vakuole, die allmählich fast das ganze Zelllumen ausfüllt, während das Cytoplasma mit seinen chromatischen Bestandteilen einseitig an die Peripherie verdrängt wird und noch einige Zeit als schmaler, lichtbrechender, halbmondförmiger Streifen zu sehen ist, um mit weiterem Wachstum der aufgeblasenen Zelle vollständig zu verschwinden. Solche blasig angeschwollenen Zellen zeigen die Neigung, an ihrer Peripherie kleinere blasige Anschwellungen zu bilden und täuschen dann „sprossende Hefezellen" vor (Taf. VIII, Fig. 7 *C*).

Auch Sporen, die mit einer derben, doppelt konturierten Membran umgeben sind, unterliegen öfters Degenerationserscheinungen.

In solchen absterbenden Sporen verschwinden zuerst die chromatischen Körnchen, später auch das Plasma und die ganze Spore wird mit einer stark lichtbrechenden, weißen oder gelblichen Masse von klumpigem Aussehen ausgefüllt, die sich weder mit Anilinfarben noch mit Jodjodkalium färben läßt und auch gegen Alkalien und Säuren resistent zeigt. Die auf diese Weise degenerierten Sporen sind nicht mehr keimfähig.

Auf die stofflichen Veränderungen, welche die einzelnen Inhaltsbestandteile der absterbenden Zellen erleiden, werde ich noch im nächsten Kapitel zu sprechen kommen.

Die Regenerationsformen. Mit diesem Namen belege ich diejenigen Lebensformen des *A. chroococcum*, die aus bestimmten geformten Inhaltsbestandteilen der absterbenden Individuen ausgestoßen oder auch, im Innern derselben verbleibend, sich zu neuen Azotobacter-Individuen und -Generationen — selbst in demselben Nährmedium — entwickeln. Ich habe schon in meiner vorläufigen Mitteilung (22, S. 522) die Tatsache festgestellt, daß vegetative Stäbchen kurz vor ihrem Absterben kleine, lichtbrechende Körperchen nach außen ausstoßen, und auf Grund vereinzelter, direkter Beobachtungen es als sehr wahrscheinlich hingestellt, daß diese Körperchen sich unter Umständen zu neuen Individuen weiter entwickeln können. Das Tatsächliche der Erscheinung selbst: die Ausstoßung dieser Körperchen aus den lebenden Zellen, kann übrigens durch jeden präparativen Eingriff, welcher zur Abtötung der Zellen führt, hervorgerufen und sichergestellt werden; man braucht nur zur lebendigen und kräftig wachsenden Azotobakterkultur eine kleine Menge irgend einer Farblösung zuzusetzen, um an der Peripherie der gefärbten und abgestorbenen Zellen stark gefärbte Körnchen zu sehen, welche bald ganz außerhalb der Zelle liegen, bald noch teilweise in der äußeren Membran stecken. Die Erscheinung der Ausstoßung dieser Körnchen durch Azotobacter hat übrigens schon früher Em. Mencl (11) beobachtet und bemerkt hiezu, „daß ihm die Bedeutung dieser Erscheinung ganz dunkel geblieben ist". Auch bei anderen Bakterien wurde Ähnliches beobachtet. So berichtet Winogradsky (28) von seinem *Clostridium Pastorianum*, daß er bei dieser Bakterie unter gewissen Kulturbedingungen „die Abschnürung von kleinen kokkenartigen Gebilden" beobachtet hat, und meint, daß dieselben „nicht mehr entwicklungsfähig sind" — und diese Beobachtung wurde später

von Benecke und Keutner (8) bestätigt. Es scheint demnach, daß dieser Vorgang nicht bloß auf Azotobacter beschränkt ist, sondern auch bei anderen Bakterien vorkommt.

Was meine eigenen Beobachtungen betrifft, so habe ich schon (a. a. O., S. 523) auf Grund direkter Beobachtungen in Tropfenkulturen feststellen können, daß diese Körperchen entwicklungsfähig sind, indem sie sich vergrößern und durch Teilungen zu winzigen Diplokokken auswachsen und sich dann durch weitere Teilungen vermehren. Da ich in derselben Tropfenkultur an denselben winzigen Kokkenzellen, nachdem sie sich weiter vergrößert haben, dieselben Strukturen fand, wie an den normalen Azotobacterzellen, so gab ich der Meinung Ausdruck, daß in diesen Erscheinungen eine Art der Erhaltung des Lebens unter Bedingungen vorliegt, welche auf die normal entwickelten Lebensformen schon abtötend wirkt. Leider konnte ich diese Erscheinungen, wie ich es beabsichtigte, bis jetzt nicht weiter verfolgen können, um auf Grund von unmittelbaren Beobachtungen und entsprechenden Versuchen zu beweisen, daß dies wirklich der Fall ist. Inzwischen ist es mir geglückt, auf einem anderen Wege in den Besitz eines unwiderlegbaren Beweises zu gelangen, daß absterbende Azotobacterzellen durch bestimmte Inhaltsbestandteile des Zellleibes regeneriert werden und daß die so entstandenen Regenerationsformen sich zu normalen Lebensformen weiterentwickeln. Ich habe schon oben im Kapitel über allgemeine Morphologie berichtet, daß manche Kulturen in Nährlösungen behufs Aeration geschüttelt wurden. Zufolge des mechanischen Aufstoßens der Flüssigkeit an die Glaswand wurde eine Anzahl von Stäbchen in solchen Kulturen abgetötet, was an dem veränderten Aussehen solcher Stäbchen sich bemerkbar machte. Mehrere dieser Stäbchen gingen unter Strukturveränderungen und Zersetzungserscheinungen einfach zugrunde, in anderen dagegen entwickelten sich im Innern der Zellen aus bestimmten Zellelementen ganz winzige und größere bis normal große neue Azotobacterzellen. Fig. 6 *a—c*, Taf. IX, zeigt einige der in diesem Stadium schon abgestorbenen Mutterstäbchen mit den in denselben neu entstandenen regenerativen Mikroformen. Besonders instruktiv und überzeugend ist das in *a* dargestellte Bild. Man sieht in dem abgestorbenen und z. T. dem Zerfall anheimfallenden Stäbchen neben dem veränderten Zellkern (*z*) zwei kleine Diplokokken (*d*) und ein größeres, in Teilung begriffenes Stäbchen (*v*), außerdem an den

beiden Polen je einen Kokkus (*k*) von fast normaler Größe, von denen der obere (*s*) die für normale Sporen charakteristische Struktur zeigt, jedoch keine chromatischen Einschlüsse besitzt. Das zweite Stäbchen *b* derselben Figur enthält ein Kurzstäbchen von normaler Größe, das dritte *c* sporulierende Kokken mit chromatischen Einschlüssen. In Fig. 7, Taf. IX, ist in *a* eine längere Kette von Mikro-Azotobacterkokken und daneben auch kürzere Verbände solcher Kokken, jedoch schon weiter entwickelt und größer, aus derselben Kultur abgebildet; in *b* sind schließlich zwei Kokken von normaler Größe aus derselben Kultur aufgenommen, um die Größenunterschiede zwischen den „Mikroformen" und den normalen Formen zu veranschaulichen. Auch in zahlreichen anderen, selbst nicht geschüttelten Kulturen, habe ich sowohl in Nährlösungen als auch auf Agarnährböden Mikro-Azotobakterformen, immer aber nur unter weniger günstigen Lebensbedingungen, in größerer oder geringerer Anzahl gefunden. Übrigens sind diese Mikroformen schon von älteren Forschern gewiß öfters beobachtet worden, wie aus deren Angaben geschlossen werden muß, daß in Azotobakterkulturen neben den normalen Zellen, zuweilen auch sehr kleine, von kaum 1 μ oder noch weniger Durchmesser vorkommen.

V. Spezielle Cytologie.

Mit diesem Kapitel komme ich auf ein sehr weites, häufig betretenes, aber auch viel umstrittenes Gebiet. Ob Bakterien Zellkerne oder wenigstens Zellelemente haben, welche morphologisch und physiologisch den Zellkernen höherer Pflanzen und Tiere gleichzustellen wären, ist eine Frage, welche seit etwa zwanzig Jahren zahlreiche Bakteriologen und Protistologen beschäftigt und zu vielen Kontroversen Veranlassung gab. Während die einen behaupten, daß Bakterien einen echten Zellkern besitzen und dessen Existenz durch verschiedene Tinktionsbilder zu beweisen suchen, wird von anderer Seite diesen Bildern jede Beweiskraft abgesprochen und darauf hingewiesen, daß im Bakterienleibe auch andere tingierbare Elemente vorkommen, die als Reservestoffe und dgl. anzusprechen sind. Bei vielen Bakterien hat man aber nach geformten Elementen, welche als Zellkerne gedeutet werden könnten, vergebens gesucht — und für diese Bakterien nimmt man an, daß die Kernsubstanz derselben im Zellplasma diffus verteilt ist. Überzeugende

und einwandfreie Beweise für oder gegen die Existenz von Zellkern oder Zellkernäquivalenten bei Bakterien werden jedoch von keiner Seite geliefert, da sämtliche Untersuchungen sich entweder auf totes und durch präparative Eingriffe mehr oder weniger verändertes Material beziehen, oder bei vitaler Färbung nur einzelne Teilungsphasen der vermeintlichen Zellkerne ohne Zusammenhang mit den übrigen Lebensprozessen der Zelle und mit deren Teilungen zur Anschauung bringen. Aus diesem Grunde habe ich mir zur Aufgabe gestellt, beim Studium des morphologischen Entwicklungsganges der Azotobacterzelle auch die cytologischen Vorgänge in der Zelle selbst zu verfolgen. Inwieweit es mir gelungen ist, die sich darbietenden Erscheinungen richtig zu erfassen und zu deuten, überlasse ich anderen zu beurteilen; ich will mich möglichst auf objektive Darstellung dieser Erscheinungen beschränken und dieselben ohne Rücksicht auf die bestehenden Anschauungen und Theorien so deuten, wie dies aus der Aufeinanderfolge der Erscheinungen und den übrigen Lebensvorgängen in der Zelle selbst mir am natürlichsten erscheint. Doch zuvor seien mir einige Worte über die angewandten Untersuchungsmethoden gestattet.

Methodik. Meine cytologischen Untersuchungen habe ich in erster Linie an lebendem Material, welches in den verschiedenen Entwicklungsphasen in feuchter Kammer direkt und ununterbrochen beobachtet wurde, ausgeführt. Die so gewonnenen Beobachtungen wurden alsdann zum Teil an demselben der fraglichen Tropfenkultur der feuchten Kammer entnommenen Material, zum anderen Teil an dem aus parallel und mit gleichen Nährlösungen beschickten Kulturen im großen stammenden Material durch verschiedene Tinktionen kontrolliert. In letzterem Falle, d. h. bei Entnahme des Materials aus Kulturkolben, wurde darauf geachtet, daß die betreffende Vegetation sich möglichst in gleichem Entwicklungsstadium befinde. Ich bediente mich mit Vorliebe der vitalen Färbung, weil dieselbe bei Anwendung von verdünnten Farblösungen die Zellstrukturen am wenigsten angreift oder sogar ganz intakt läßt. Zu diesem Behufe kamen in Anwendung: verdünnte Methylenblaulösung (1:10 oder 1:20—30), alkalische oder sogen. polychrome Methylenblaulösung und eine Mischung von verdünnter wässeriger Methylgrünlösung mit Fuchsin. Namentlich diese letztere Farblösung leistete vorzügliche Dienste; sie färbt nämlich sicher und differenziert gleichzeitig die einzelnen Zellbestandteile und, in

entsprechender Verdünnung angewandt, läßt sie die Bakterien noch stundenlang am Leben, wobei auch die Schwärmfähigkeit der Zellen erhalten bleibt. Ein weiterer Vorzug dieser Farblösung besteht darin, daß sie sämtliche färbbaren Zellelemente in den verschiedenen Entwicklungsstadien in einer für das betreffende Stadium charakteristischen Weise färbt, so daß aus der Intensität der Färbung und dem resultierenden Farbenton auf den Entwicklungs- und sonstigen Zustand der Zelle geschlossen werden kann; vorsichtig angewendet, läßt sie auch die Zellstrukturen ganz intakt.

Außer der vitalen Färbung sind auch verschiedene Färbungsmethoden mit fixiertem Material in Anwendung gekommen. Zur Fixierung wurden zumeist die mit angewärmtem Leitungswasser verdünnten Ausstrichpräparate angefertigt, dann in einem geschlossenen Glaskasten bei gewöhnlicher Temperatur an der Luft getrocknet, um nach Verdunstung des Wassers in einen auf 37—40° C. angewärmten Thermostaten für eine halbe bis ganze Stunde gestellt zu werden. So behandelte Ausstrichpräparate, die, beiläufig bemerkt, die Zellstrukturen fast unverändert zeigten, wurden alsdann entweder mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain oder nach der von Rayman und Kruis (29) angegebenen Methode mit Alizarin PS (hexaoxyanthrachinondisulfonsaures oder purpurinsulfonsaures Ammoniumsalz der Fabrik Beyer & Co. in Elberfeld) gefärbt und schließlich mit Eisenalaun regressiv differenziert. Beide Alizarinfarbstoffe erwiesen sich als gleichwertig. Die Methode von Rayman und Kruis hat im allgemeinen bessere Resultate als Heidenhain's Eisenhämatoxylin, zuweilen sogar sehr schöne und instruktive Bilder gegeben, aber auch sie bietet gegenüber der vitalen Färbung mit Fuchsin-Methylgrünlösung nur den einzigen Vorteil, daß die Präparate, in Kanadabalsam eingelegt, sich besser halten, dagegen den großen Nachteil, daß viele Präparate bei der Entfärbung auch bei vorsichtiger Behandlung verderben und die Strukturen mehr oder weniger verwischt werden. Die in der angegebenen Weise angefertigten Ausstrichpräparate wurden auch zur Färbung nach Löffler's Methode mit Tannin-Eisenvitriolbeize und Anilinfuchsinlösung verwendet und es zeigte sich, daß diese Methode, entsprechend modifiziert, auch zur Fixierung der Zellstrukturen vom Azotobacter mit Vorteil angewendet werden kann. Schließlich kam auch Gram's Methode der Doppelfärbung in Anwendung, doch konnten damit nur für Sporenzustände brauchbare Präparate erzielt werden.

Von den sonstigen Fixierungsmitteln verwendete ich Osmiumtetraoxyd in verdünnter Lösung und Osmiumsäuredämpfe sowie Sublimat in physiologischer Kochsalzlösung. Die mit Osmiumsäure fixierten Präparate ließen stets sehr weitgehende Strukturveränderungen in den Zellen erkennen, weshalb diese Art der Fixierung aufgegeben werden mußte. Bessere Resultate erzielte ich bei Fixierung mit Sublimat und nachheriger Färbung mit Giemsa-Farbstoff; doch waren die so erhaltenen Bilder wenig instruktiv, vielleicht aus dem Grunde, weil der in Anwendung gekommene Farbstoff vielleicht zu alt und wohl auch zum Teil zersetzt war.

Sämtliche bis jetzt besprochenen Fixierungs- und Färbungsmethoden dienten zum Nachweis der Zellstrukturen und der chromatischen Zellelemente sowie zur Kontrolle der an lebenden, ungefärbten Zellen nach dieser Richtung hin beobachteten Erscheinungen.

Das etwaige Vorkommen von sonstigen Zelleinschlüssen, wie Glykogen, Fett, Volutin u. dgl., wurde mit den in der Mikrochemie üblichen Reagenzien nach den gewöhnlichen Methoden geprüft.

Im folgenden werde ich die Ergebnisse meiner cytologischen Untersuchungen an Hand der uns schon bekannten morphologischen Entwicklungsgeschichte des Azotobacter zu schildern versuchen.

Zellkerne und Zellkernäquivalente. Im morphologischen Teil dieser Abhandlung wurde gezeigt, daß *A. chroococcum* in allen seinen Entwicklungsphasen: vegetative Stäbchen, fruktifikative Kokken und Dauersporen in zwei voneinander typisch verschiedenen Modifikationen auftritt. Die eine dieser Modifikationen, welche durch körnige Beschaffenheit des Zellinhalts und schwache Färbbarkeit des Protoplasten charakterisiert ist, haben wir als „Normalform" bezeichnet, denn sie tritt unter günstigen und in diesem Sinne als normal zu bezeichnenden Lebensverhältnissen als die einzige oder wenigstens derart vorherrschende Form auf, daß die zuweilen in älteren Kulturen auftretende zweite Modifikation ganz in den Hintergrund gedrängt wird. Die zweite Modifikation, die als „Anpassungsform" bezeichnet wurde, ist durch den Mangel an körnigen Zellelementen des Inhalts und die starke Färbbarkeit des Protoplasten gekennzeichnet. Es braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden und es ergibt sich dies schon aus der weiter oben gegebenen Darstellung der morphologischen Entwicklung, daß zwischen diesen beiden typischen Formen, — wie es bei einem der-

maßen variablen Organismus, wie es *A. chroococcum* ist, nicht anders erwartet werden kann, — auch Übergangsformen geben muß und gibt. Auch gehen die Formen des zweiten Typus, namentlich im fruktifikativen Stadium, wenn sie sich unter dem direkten Einfluß der Luft entwickeln, gewöhnlich in die Formen des ersten Typus über, während umgekehrt die vegetativen Normalformen des ersten Typus, namentlich bei gehindertem Luftzutritt und in der Tiefe der Nährlösungen in den zweiten Typus umschlagen. Worauf dieser Unterschied zwischen den beiden Typen beruht, werden wir begreiflich finden, wenn wir die cytologischen Vorgänge in den Zellen selbst während der einzelnen Entwicklungsphasen näher verfolgen.

Fassen wir zunächst die Vorgänge bei der Sporenkeimung ins Auge. Wir haben gesehen, daß der anfangs homogene, fein netzartige Inhalt der Sporen bei beginnender Keimung sich trübt, indem im Sporeninhalte stärker lichtbrechende halbmondförmige Flecke erscheinen, die mit ihren bogenförmigen Armen gegen die Mitte der Zelle gerichtet sind, immer näher aneinanderrücken und schließlich zu einem zentralen glänzenden Korn zusammenfließen (Fig. 3. Taf. VIII). Behandelt man keimende Sporen mit Kernfarbstoffen (Hämatoxylin. Methylgrün, Alizarin PS., Methylenblau usw.) mittels der oben angegebenen Färbungsmethoden, so überzeugt man sich, daß die lichtbrechenden Flecke aus Chromatinsubstanz bestehen, die sich bei beginnender Keimung aus dem Cytoplasma herausdifferenzierte. Sie färben sich mit den genannten Farbstoffen intensiv blau bis violett und fast schwarz und erscheinen bei starken Vergrößerungen und an nicht zu stark gefärbten Präparaten aus winzigen Körnchen, zwischen welchen auch größere eingestreut sind, zusammengesetzt. Sehr schöne und instruktive Bilder liefert die Färbemethode von Raýman und Kruis, weil sie auch den übrigen Inhalt der Spore differenzial färbt. In den mit dieser Methode gefärbten Präparaten sind die Chromatinkörnchen dunkelblau gefärbt, während das umgebende Cytoplasma sich blaßrosa färbt, wobei man bemerkt, daß das Cytoplasma schon in diesem Entwicklungsstadium aus zwei Partien besteht: einer zentralen, etwas dunkler gefärbten, in welcher die Chromatinkörnchen liegen, und aus einer schmalen, peripherisch unmittelbar der Sporenmembran anliegenden Zone, die etwas heller erscheint und die wohl die künftige Membran des jungen Keimlings darstellt

Haben die Chromatinmassen sich zu einem zentralen lichtbrechenden Korn vereinigt, dann ändert sich das Bild insoweit, als das lichtbrechende Körperchen nicht mehr frei im Cytoplasma liegt, sondern in einer sich nicht färbenden homogenen Grundsubstanz eingebettet ist, die nach außen von einer feinen Haut umgeben ist. Das so entstandene kugelige Gebilde ist der Zellkern, welcher auf die beschriebene Art und Weise sich aus dem Cytoplasma herausdifferenziert hat. Man kann an ihm drei sich färberisch und in bezug auf Lichtbrechungsvermögen different verhaltende Substanzen unterscheiden. Im Zentrum liegt die zumeist homogene, unter Umständen auch äußerst fein granulierte, stark glänzende und zu einem kleinen Kügelchen zusammengeballte Chromatinmasse; diese ist von einer homogenen und Farbstoffen gegenüber indifferenten Substanz von schwachem Lichtbrechungsvermögen, der Kerngrundsubstanz umgeben und wird nach außen von einer dichteren Schicht derselben, der Kernhautschicht begrenzt (Taf. IX, Fig. 1). Daß dieses Gebilde tatsächlich ein Zellkern ist, beweist der Umstand, daß es sich in der für Zellkerne der Hefezellen charakteristischen, von Kohl (30) und Guilliermond (31) beschriebenen Weise zuerst in zwei, dann in vier Tochterkerne teilt und daß die Auskeimung der Spore nicht eher eintritt, bis diese Teilungen vollzogen sind. Doch habe ich die Teilungen des Zellkerns in den keimenden Sporen in allen Phasen und Einzelheiten nicht verfolgen können, weil die Azotobakterzellen in diesem Lebensstadium gegen starkes Licht sehr empfindlich sind und bei längerer intensiver Beleuchtung desorganisieren und absterben. Aus diesem Grunde hatte ich auch große Mühe und Schwierigkeiten, bis es mir endlich gelang, den ganzen Keimungsprozeß lückenlos zu erforschen. Es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, daß die Zellkernteilungen in den Sporen sich in derselben Weise vollziehen, wie dies für die vegetativen Zustände weiter unten beschrieben werden soll, da hier und dort die Zellkernstrukturen die gleichen sind.

Die jungen Azotobacterkeimlinge erhalten somit vier aus den Teilungen des Zellkerns hervorgegangene chromatische Körnchen und keimen auch mit dieser Zahl von Körnchen aus. Die Vierzahl dieser Gebilde wiederholt sich auch in einem späteren Entwicklungsstadium in den sporulierenden Kokkenzellen und ist als normal für unseren Mikroben anzusehen. In sporulierenden Zellen sieht man zwar öfters mehr als vier chromatische Körnchen, zuweilen

sogar sehr viele, aber solche Zellen zeigen degenerative Erscheinungen und sind als krankhafte oder Involutionsformen zu betrachten. Freilich muß ich es unentschieden lassen. ob wir in den beiden als normal bezeichneten Fällen, nämlich in den Keimlings- und sporulierenden Zellen, mit vier besonderen, individualisierten Zellkernen oder vielmehr nur mit Chromatinteilen eines einzelnen Zellkerns zu tun haben. Für die letztere Ansicht würden namentlich zwei Umstände sprechen: erstens, daß es mir nie gelungen ist, einen die Chromatinmasse der vier lichtbrechenden Körnchen umgebenden „hellen Hof“ nachzuweisen, woraus gefolgert werden kann, daß die übrigen Bestandteile des Zellkerns, die Grundsubstanz und die Hautschicht ihnen fehlen; zweitens, daß die Chromatinkörnchen, die stets eine peripherische Lage einnehmen. durch ein feines Netz von Fäden miteinander verbunden sind, wodurch die Zelle eine wabenartige oder, um den von Blütschli eingeführten *terminus technicus* zu gebrauchen, eine alveoläre Struktur erlangt. Andererseits ist zu bemerken, daß, wenn in den keimenden Sporen oder in sporulierenden Kokken bloß ein oder zwei Chromatinkügelchen vorhanden sind, dieselben zumeist mit einem „hellen Hof“ von Grundsubstanz und Hautschicht umgeben sind. Gegen diese Ansicht könnte nur der Umstand sprechen, daß die vier Chromatinkügelchen nach dem Ausschlüpfen des Keimlings sich noch einmal teilen und in acht Körnchen zerfallen, doch ist dieser Einwand nicht von Belang, da wir ja wissen, daß bei den Protozoen die sogen. Chromidien, die ja nichts Anderes als Chromatinteile des Zellkerns sind, sich durch Teilungen vermehren.

Halten wir an der Anschauung fest, daß in den keimenden Sporen der individuelle Zellkern sich in vier Chromidien auflöst, so wären schon in den Anfangsstadien der Entwicklung des Azotobacter vom cytologischen Standpunkte aus drei in bezug auf die Kernverhältnisse verschiedene Zustände zu unterscheiden: 1) ein diffuses Stadium, in welchem die Kernsubstanz diffus im Zellplasma verteilt ist und vom individualisierten Zellkern oder von geformten Kernelementen in der Regel nichts zu sehen ist [1]); 2) ein

[1]) Es kommen jedoch auch Ausnahmen von dieser Regel vor, wie dies Fig. 5 *xy*, Taf. VII, veranschaulicht. In alten, mit Fuchsin-Methylgrün gefärbten Präparaten von vegetativen Stäbchen des zweiten Typus, d. h. mit diffus verteilter Kernsubstanz, sieht man öfters neben unregelmäßig geformten Klumpen von in-

alveoläres Stadium, welches mit dem von Blütschli als „Zentralkörper“ bezeichneten sich zum Teil deckt und durch Auftreten von geformten, als Chromidien zu bezeichnenden Kernbestandteilen charakterisiert ist; 3) ein Stadium mit individualisiertem Zellkern. Für die beiden ersten Zustände, wo der Zellkern mit dem Plasma mehr oder weniger vermengt ist, würde ich den schon in meiner vorläufigen Mitteilung gebrauchten Namen „Kernzellen“ oder „Nuklearzellen“ vorschlagen, um eine kurze und zutreffende Bezeichnung für diese Zustände zu haben; das an erster Stelle genannte Stadium könnte alsdann als „diffuse Kernzelle“, das zweite Stadium als „alveoläre Kernzelle“ bezeichnet werden. Ich werde auf diese Zellkernverhältnisse noch weiter unten zurückkommen.

Kehren wir jetzt zu unserem Ausgangspunkt zurück und betrachten den Keimungsprozeß in Sporen, in welchen die Kernsubstanz nicht diffus verteilt, sondern in Körnchen auftritt, so fällt hier die Herausdifferenzierung des Zellkerns weg, da ein diffuser Zustand der Kernsubstanz nicht vorhanden und der Zellkern in der Ein- oder Zwei- bis Vierzahl schon vorgebildet ist. Das in den Sporen dieses Typus in Form von kleinen Tröpfchen angesammelte Glykogen wird während des Keimungsprozesses aufgelöst und wohl zum größten Teil verbraucht, da die ausgekeimten Azotobacterzellen keine Glykogenreaktion mehr geben.

Der individuelle Zellkern kommt wieder zum Vorschein, sobald die jungen Keimlinge zu vegetativen Stäbchenformen ausgewachsen sind. Er liegt bald in der Mitte der Zelle, bald einem der Pole näher und wenn eine Vakuole vorhanden ist, was aber nicht immer der Fall ist, in unmittelbarer Nähe derselben (Fig. 1 und 2, Taf. IX). In jungen, kräftig wachsenden Kulturen ist er besonders groß und hebt sich vom umgebenden Plasma als ein besonderes Zellorgan scharf ab; er zeigt dann sehr präzis die schon oben beschriebenen Strukturen. Gegen Farbstoffe ist er sehr resistent und nimmt dieselben erst nach dem Absterben der Zelle auf; einmal aufgenommen, hält er sie aber fest und läßt sich nicht leicht entfärben. Seine Teilungen habe ich zu wiederholten Malen in Tropfenkulturen di-

tensiv gefärbter Chromatinsubstanz auch individualisierte Zellkerne in Einzahl auftreten, während in den ersten Stunden nach der Färbung davon nichts zu sehen ist und der ganze Inhalt der Zelle sich gleichmäßig färbt.

rekt beobachtet. Die Teilungen gehen in der Weise vor sich, daß die zentrale Chromatinmasse sich vergrößert und in die Länge zieht; dann entsteht in der Mitte der länglichen Masse eine Einschnürung; die beiden durch die Einschnürung getrennten Teile rücken voneinander und runden sich ab, bleiben jedoch noch eine Zeitlang durch einen dünnen, oft geschlängelten Chromatinfaden miteinander verbunden; es entstehen so hantelförmige Figuren, die lebhaft an die von Guilliermond (31/2) beschriebenen Details der Zellkernteilung bei Hefezellen erinnern (Fig. 3 u. 4, Taf. IX). Schließlich reißt der verbindende Chromatinfaden ab und die neu entstandenen Tochterkerne liegen an den Polen der inzwischen ebenfalls vergrößerten und tonnenförmig verlängerten Grundsubstanz einander gegenüber (Fig. 4, Taf. IX). Die Teilungen der Kerngrundsubstanz und ihrer Hautschicht habe ich nicht beobachtet; es scheint, daß dieser Vorgang sehr schnell verläuft; auch bietet die Kleinheit des Objekts und die während des Wachstums der Zelle stattfindenden lebhaften Plasmaströmungen bei der Beobachtung zu große Schwierigkeiten, als daß alle Details der Zellkernteilung wahrgenommen werden könnten. Man sieht jedoch kurz nach dem Erscheinen der tonnenförmigen Doppelkerne zwei Tochterkerne von gewöhnlicher kugeliger Form in der Zelle liegen (Fig. 4, Taf. IX), die sich bald voneinander entfernen und an den entgegengesetzten Polen der Zelle zu liegen kommen.

Auch über die weiteren Vorgänge in den sich teilenden Zellen und über die Rolle, welche die Zellkerne bei der Bildung der Trennungswand spielen, kann ich lückenlose Beobachtungen nicht mitteilen. Soviel scheint mir sicher zu sein, daß in den meisten Fällen, wenigstens für die jüngsten Entwicklungsphasen vegetativer Stäbchen, die beiden Tochterkerne sich noch einmal teilen und von den vier so entstandenen Tochterkernen zwei an den Polen verbleiben, die zwei anderen aber gegen die Mitte der Zelle wandern und sich an der Anlage der Trennungswand beteiligen; wenigstens habe ich öfters kurz vor der Zellteilung vier Zellkerne in der soeben geschilderten Lagerung gesehen. In den meisten Fällen, namentlich aber in etwas älteren Kulturen, scheint sich die Zellteilung in anderer Weise zu vollziehen. Man sieht dann in den Zellen nur zwei individualisierte und an den Polen liegende Zellkerne, dafür aber gegen die Mitte der Zelle und der Zellmembran anliegend Chromidien ohne Grundsubstanz und Hautschicht, die öfters sogar

durch Chromatinfäden miteinander verbunden sind, sich demnach in gleicher Weise wie die individualisierten Zellkerne durch Teilungen vermehren dürften. Ob diese Chromidien durch Zerfall des zweiten Paares der Tochterkerne entstehen, oder sich direkt aus dem Zellplasma herausdifferenzieren, muß ich dahingestellt sein lassen; jedenfalls wandern diese Chromidien gegen die Mitte der Zelle zu und legen sich hier in Vierzahl, paarweise gegenüber, der Zellwand an. Zwischen diesen Chromidien wird die neue Zellwand (Trennungswand) gebildet; die Art und Weise, wie letztere entsteht, läßt sich jedoch nicht feststellen. (Fig. 7 *b* Taf. IX).

Für die Annahme, daß die Chromidien aus dem Zerfall des zweiten Tochterkernpaares entstehen, scheint der Umstand zu sprechen, daß in späteren Entwicklungsstadien — selbst unter günstigen Lebens- und Ernährungsverhältnissen — individualisierte Zellkerne öfters ganz verschwinden und die Zellen nur Chromidien in größerer Anzahl führen. Solche vegetative Stäbchen färben sich in der Regel intensiver und gleichmäßig und stellen wohl Übergangsformen zu dem zweiten Typus der vegetativen Stäbchen, wo keine geformten Kernelemente im Zellinhalt vorkommen, letzterer sich gleichmäßig und intensiv färbt und die ganze, mit einer mehr oder weniger derben Membran sich umhüllende Zelle in eine „diffuse Kernzelle" verwandelt wird. Wie oben im Kapitel über Morphologie näher ausgeführt wurde, entstehen solche diffuse Kernzellen unter weniger günstigen Lebensbedingungen, bei Zusatz von wenig wirksamen Humaten, Eisenhydroxyd in Zuckerlösung, Holzkohle u. dgl. Sie werden je nach der Art und Menge dieser Zusätze in einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium gebildet, können ihr ganzes Leben lang, auch im Zustande der fruktifikativen Kokkenformen und Sporen ihren Charakter als diffuse Kernzellen bewahren oder gehen beim Wechsel der Lebensbedingungen, namentlich wenn sie der unmittelbaren Einwirkung der Luft ausgesetzt werden, in alveoläre Kernzellen und von diesen in die Normalformen mit individualisierten Zellkernen über. Sie sind jedenfalls, wie dies schon im morphologischen Teil betont wurde, als Anpassungsformen an bestimmte mehr oder weniger ungünstige Lebensbedingungen anzusehen und dokumentieren diesen ihren Charakter auch dadurch, daß sie bei längerer Einwirkung derjenigen Faktoren, welche ihre Entstehung bedingen, leicht und massenhaft degenerieren, Involutionsformen bilden und schließlich zugrunde gehen.

Andere geformte und ungeformte Zellbestandteile. Außer Zellkernen, Chromidien und der diffus verteilten Chromatinsubstanz kommen als andere Zellbestandteile des Azotobacter noch Vakuolen, Volutin, Glykogen, fettartige Substanzen und Zellmembranen in Betracht.

Vakuolen sind keine konstanten und regelmäßigen Erscheinungen des Zellinhalts, scheinen sogar nur unter Bedingungen aufzutreten, welche die normale Lebenstätigkeit der Zellen in irgend einer Weise schädlich beeinflussen. Bringt man einen Tropfen Nährlösung mit jungen und kräftigen Azotobacterzellen, die keine Spur von Vakuolen entdecken lassen, unter Deckglas und schließt dieses mit Vaselin ab, so sieht man schon nach einigen Stunden Vakuolen in größerer Anzahl in den Zellen auftreten. Ob kleinere Vakuolen, die zuweilen in normal verlaufenden Kulturen im Zellinhalte erscheinen, als normale Bildungen zu betrachten sind, ist schwer zu beantworten. Jedenfalls sind größere oder in größerer Anzahl auftretende Vakuolen als sichere Anzeichen der gestörten Lebensfunktion, bezw. der beginnenden Degeneration anzusehen. Gegen Farbstoffe verhalten sie sich indifferent und nehmen dieselben nicht auf; irgend welche geformte Einschlüsse, wie metachromatische Körnchen und Glykogentröpfchen, die in Vakuolen von Hefezellen von Guilliermond (32), Kohl (30) u. a. beobachtet wurden, werden in den Vakuolen der Azotobacterzellen nicht angetroffen. Dagegen werden sehr große Vakuolen, welche in den blasig erweiterten und hefeartig sprossenden Involutionsformen des Azotobacter fast das ganze Lumen der Zelle ausfüllen, mit Anilinfarbstoffen schwach gefärbt.

Volutin. Nach H. Fischer (2, S. 139) sollen die in älteren Zellen des *Az. chroococcum* auftretenden Körnchen aus Volutin bestehen, da sie mit Methylenblau und 1%-iger Schwefelsäure behandelt, die Volutinreaktion geben. Zweifellos meint Fischer, wie es sich aus den weiter angegebenen Reaktionen dieser Körnchen ergibt, die in sporulierenden Kokkuszellen auftretenden Zellkerne und Chromidien. Daß diese Zellelemente einmal aufgenommene Farbstoffe auch festhalten und nicht leicht abgeben, wurde schon oben betont und hat gewiß mit den sogen. Volutinreaktionen nichts gemein. Überhaupt scheint mir das von Arthur Meyer (33) in die Bakteriologie eingeführte und als Reservestoff bezeichnete Volutin von sehr hypothetischer Natur zu sein; in vielen Fällen wird es sich wohl als

unter bestimmten Bedingungen stofflich metamorphosierte Plasma- oder Kernsubstanz erweisen. In Azotobacterzellen kommt Volutin als Reservestoff gar nicht vor.

Glykogen. Die jungen vegetativen Stäbchenformen färben sich mit Jodjodkaliumlösung schwach gelblich; dagegen nehmen die fruktifikativen Kokkenformen in allen Entwicklungsphasen eine tief rotbraune Farbe an, welche beim Erwärmen des Präparats verschwindet, um nach dem Erkalten wiederzukehren. Auch in reifen Sporen ist Glykogen stets in reichlicher Menge vorhanden, wovon man sich sowohl mittels der Jodreaktion als auch durch Hydrolyse mit 1%-iger Salzsäure überzeugen kann. Werden alte Kulturen, in denen sich Sporen reichlich gebildet haben und in denen die verabreichte Glukose bis auf letzte Spuren verbraucht wurde, mit 1%-iger Salzsäure unter schwachem Erwärmen längere Zeit digeriert und dann mit Fehling'scher Lösung behandelt, so entsteht ein reichlicher Niederschlag von Kupferoxydul; setzt man zu den so behandelten Sporen Jodjodkalium hinzu, so entsteht je nach der Dauer der Hydrolyse entweder gar keine oder nur schwache rotbraune Färbung. Da Glykogen normal nur im Fruktifikationsstadium in den Zellen gespeichert wird, so fällt ihm zweifellos die Rolle eines Reservestoffs zu: es wird in den sporulierenden Zellen angesammelt, um bei der Sporenkeimung verbraucht zu werden. Tatsächlich enthalten junge Keimlinge kein Glykogen mehr. Mit der Stickstoffbindung des Azotobacter hat das Glykogen, welches nach Heinze (27) bei diesem Prozeß vielleicht die wichtigste Rolle spielen soll, gewiß nichts zu tun; denn Sporen und andere Ruhezustände kommen bei diesem Prozeß gar nicht in Frage und sporulierende Kokken, in welchen Glykogenaufspeicherung stattfindet, können sich an der Assimilation des freien Stickstoffs nicht in erheblichem Maße beteiligen. Zwar wird Glykogen zuweilen auch in vegetativen Stäbchen in größeren Mengen beobachtet, namentlich wenn diese zu sogenannten Riesenstäbchen auswachsen, aber dann sind es absterbende Stäbchen mit allen solche Formen charakterisierenden Involutionserscheinungen. Ebenso sind die von Heinze zuerst beobachteten, mehr oder weniger verschleimten Diplokokken von unregelmäßig eckiger Gestalt, die mit Glykogen vollgestopft sind, nichts Anderes, als ziemlich weit fortgeschrittene Involutionsformen.

Das Glykogen tritt in den Azotobacterzellen in Form von kleineren und größeren, ziemlich stark lichtbrechenden Tröpfchen auf

und bedingt dadurch, namentlich wenn es massenhaft auftritt, wie dies bei den sporulierenden Kokken und den unreifen Sporen gewöhnlich der Fall ist, das körnige Aussehen und den starken Lichtglanz dieser Zellen, läßt auch ihre wabige Struktur deutlicher hervortreten. Bei der Keimung wird es aufgelöst und mit dem Plasma vermengt, wodurch die Sporen, namentlich vor Ausbildung der Zellkerne, bezw. Chromidien ihren Lichtglanz verlieren.

Fette und fettartige Substanzen. Im normalen Entwicklungsgange kommen Fette und ähnliche Stoffe in den Azotobacterzellen nicht vor; dagegen scheinen sie in absterbenden und degenerierenden Zellen sehr verbreitet zu sein. Schon Beijerinck (1) brachte in seiner ersten Publikation ein Photogramm mit solchen degenerativen Zellen, von denen er sagt, daß sie mit Fetttröpfchen angefüllt sind, gibt aber nicht an, mit welchen Reagenzien er diese ihre Natur festgestellt hat, weshalb es unentschieden bleiben muß, ob die von mir in degenerierenden Zellen gefundenen „fettartigen Substanzen" mit den Fetttröpfchen Beijerinck's identisch sind. Ich werde auf diese „fettige Degeneration" bestimmter Inhaltsbestandteile der Zellen noch weiter unten zu sprechen kommen.

Zellmembranen. In den jugendlichen Azotobacterzellen erscheint die Membran als eine fein gezeichnete Linie, welche die Zelle nach außen abgrenzt. Sie zeigt Anilinfarben und Reagenzien gegenüber das gleiche Verhalten wie das von ihr begrenzte Cytoplasma, und scheint nichts Anderes, als die äußere verdichtete Plasmaschicht, das Ektoplasma, zu sein. Sie besteht jedoch, wie man dies zuweilen an gefärbten Präparaten (s. Fig. 2 *a*, Taf. VIII) und sehr oft an sich spaltenden Zellen (s. Fig. 4, Taf. VII) beobachten kann, aus zwei gut differenzierten Schichten: einer inneren kompakten, welche dem Protoplasten unmittelbar anliegt, und einer äußeren, gallertartigen, welche als äußere Schleimhülle die ganze Zelle umgibt. Diese äußere Schleimhülle scheint nie zu fehlen und kann in allen Lebensstadien beobachtet werden; sie kann schon im jugendlichen Stadium eine gewisse Mächtigkeit erlangen und bedingt dann, wie ich glaube, die Undurchsichtigkeit und das weiß bis gelblich mattglänzende Aussehen der Zellen.

Unter Umständen kann die Membran diese ihre Beschaffenheit in allen Phasen der vegetativen und der fruktifikativen Evolution des Azotobacter behalten; dann aber verliert derselbe die Fähigkeit, Sporen zu bilden und das braune Pigment in denselben anzuhäufen.

Solche „asporogene Formen" des *A. chroococcum* stellen sich zuweilen als spontane Variationen von selbst ein; sie wurden auch, wie oben erwähnt, von älteren Forschern (Beijerinck, Löhnis und Westermann) beobachtet. Man kann durch gewisse Kulturmaßregeln ihr Erscheinen und durch andere ihr Umschlagen in die gewöhnliche sporenbildende Form beschleunigen, trotzdem aber ist es mir bis jetzt nicht in einwandfreier Weise gelungen, dieselben künstlich zu erzeugen; es kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, daß diese spontane Variation durch äußere Lebensfaktoren beeinflußt, resp. bedingt wird, denn unter Bedingungen, welche die vegetative Propagation begünstigen, werden auch bei der sporogenen Varietät Sporen nur in beschränktem Maße gebildet. Daraus läßt sich schließen, daß zur Ausbildung der Asporogenesie außer den äußeren Ursachen noch eine innere, in der Organisation des Protoplasten liegende Disposition vorhanden sein muß.

Unter Bedingungen, welche der vegetativen Vermehrung weniger günstig oder gar ungünstig sind, wird, wie schon oben ausgeführt wurde, im vegetativen Lebensstadium und zur Zeit der Sporulation eine verhältnismäßig dicke, doppelt konturierte und konsistente Membran nach außen ausgeschieden. Dieselbe ist gewiß von anderer chemischen Konstitution, wie die urprüngliche Ektoplasmamembran, denn sie wird durch Anilinfarben nicht gefärbt; doch kann ich über ihre chemische Zusammensetzung nichts Näheres angeben. Sie ist ebenso, wie die ektoplasmatische Membran von einer zarten Gallerthülle nach außen umgeben und scheint auch in bezug auf ihre Organisation von derselben nicht sehr verschieden zu sein, da sie Cilien nach außen durchdringen läßt. Sie ist schließlich ebenso wie die Ektoplasmamembran verquellungsfähig und löst sich oft nach Absterben der Zelle in Schleim auf.

Eine andere Beschaffenheit nimmt die Zellmembran mit der beginnenden Verquellung an, welche normal mit dem Eintritt des Fruktifikationsstadiums einsetzt. Sobald die Membranen der zu Kokken umgeformten Mutterzellen zu verquellen beginnen, nimmt die verquellende Membran Anilinfarbstoffe schnell und gierig auf und färbt sich je nach dem Grad der Verquellung mehr oder weniger intensiv. Diese Beschaffenheit behält die äußere Membran auch fernerhin während der Sporenbildung und im Sporenzustande, sie wird stets mehr oder weniger stark, im Sporenstadium sogar sehr intensiv und momentan gefärbt. Wird sie nicht total verquellt und

aufgelöst, wie dies beim normalen Entwicklungsgange Regel ist, sondern in Gallerthüllen umgewandelt, dann behält wenigstens die innere, den Kokkus unmittelbar umgebende und die äußere, peripherische Schicht der Gallerthülle ihre Affinität für Anilinfarbstoffe; doch werden die dazwischen liegenden Schichten mehr oder weniger, zuweilen sogar sehr intensiv und in ihrer ganzen Ausdehnung gefärbt. Worauf dieses verschiedene Verhalten beruht und welche stofflichen Metamorphosen der Membransubstanz dabei in Frage kommen, entzieht sich vorläufig der Beurteilung. Zu erwähnen wäre noch, daß in den Gallerthüllen öfters konzentrische Schichten, die auf die verschiedene Färbbarkeit derselben zurückzuführen sind, und radiär verlaufende Streifen beobachtet werden können. Auch ist es eine allgemeine Erscheinung, daß in allen den Fällen, wo mächtige Gallerthüllen entwickelt werden, wie dies in mit Ferrohydroxyd versetzten Nährmedien stets der Fall ist, die innerste Schicht um den Kokkus herum eine Anzahl von intensiv gefärbten chromatischen Körnchen von verschiedener Größe aufweist. Diese Erscheinung läßt darauf schließen, daß die chromatischen Zellelemente mit der Ausbildung der Gallerthüllen im kausalen Zusammenhang stehen, und bestätigt indirekt die schon oben mitgeteilte Beobachtung, daß Zellkerne oder wenigstens die aus ihnen abzuleitenden Chromidien sich an der Bildung der Trennungswände beteiligen. Bemerkenswert ist auch der Umstand, daß die Gallerthüllen in der Regel den Kokkus nicht unmittelbar umschließen, sondern durch eine hyaline, nicht färbbare Schicht von demselben getrennt sind (Fig. 9 *c*, Taf. VII), doch hängt dies mit dem Entwicklungsstadium zusammen und in allerjüngsten Stadien der Gallerthüllenbildung liegt die chromatische Innenschicht der Gallerthülle unmittelbar der Kokkusmembran an.

Hier wäre auch der Ort, die Art und Weise, wie die Sporenmembran angelegt und differenziert wird, näher ins Auge zu fassen. Diese Frage ist insoweit von Wichtigkeit, als damit über den morphologischen Charakter der Azotobactersporen und über die Stellung dieses Organismus im System zum Teil entschieden wird. Da jedoch diese Frage auch mit anderen wichtigen Problemen allgemeiner Natur innig verknüpft ist, so soll dieser Punkt in einem besonderen Abschnitt zur Sprache gelangen.

Sporenbildung und Sporen. Bekanntlich hat de Bary (34) bei den Bakterien zweierlei Arten von Sporen unterschieden,

die er als Endosporen (endogene Sporen) und Arthrosporen bezeichnete. Erstere werden im Innern der Mutterzellen durch Verdichtung und Kontraktion des Zellplasmas, welches sich gleichzeitig mit einer besonderen Membran (Sporenmembran) umgibt, gebildet und werden durch Auflösung der Mutterzellmembran frei; letztere entstehen unmittelbar aus Gliedern vegetativer Zellen oder Zellverbände, wobei diese sich vergrößern und mit derberen Membranen umhüllen oder aber direkt ohne irgend welche Umwandlung zum Anfangsglied neuer vegetativer Generationen werden können. Diese von de Bary eingeführte Einteilung der Bakteriensporen wurde trotz ihrer Mängel, auf die besonders Migula in seinem System der Bakterien aufmerksam machte, von den meisten Forschern akzeptiert und für die Systematik der Bakterien verwertet; doch konnte, soviel ich weiß, die Existenz von Arthrosporen als besonderer Fortpflanzungsorgane, die demnach von denen der vegetativen Zellen auch morphologisch und entwicklungsgeschichtlich verschieden sein müßten, nicht nachgewiesen werden.

Gehen wir nach diesen einleitenden Bemerkungen zu den Sporen des *Az. chroococcum* und der Art und Weise ihrer Entstehung über. Fassen wir den Begriff der Sporen nicht in dem von de Bary bei der Definition von Arthrosporen gebrauchten Sinne, sondern als ein entwicklungsgeschichtlich und morphologisch von den vegetativen Lebensformen unterschiedenes, besonderes Fortpflanzungsorgan auf, so herrscht beim Azotobacter in bezug auf Sporenbildung die gleiche Mannigfaltigkeit, wie in allen übrigen Details der morphologischen Entwicklung. Wir haben gesehen, daß Azotobacter außer den eigentlichen Dauersporen (Sporen *sensu strictiore*) auch Sporen im weiteren Sinne des Wortes, so zu sagen vegetative Sporen bildet, welche vor ihrer Auskeimung sich durch Teilungen vegetativ vermehren. Es sind dies die in Gallertkolonien wachsenden und mit besonderen Schleimhüllen umgebenen Kokken, welche nach Auflösung der äußeren Schleimhülle und Durchbrechung der inneren, derberen Membran genau in derselben Weise auskeimen und sich in vegetative Stäbchenformen umwandeln wie die Keimlinge der echten oder Dauersporen. Es kann auch wohl als sicher angenommen werden und ich zweifle keinen Augenblick daran, obgleich ich aus Mangel an Zeit den Vorgang nicht verfolgt habe, daß auch die freien, d. h. nicht in Gallerthüllen eingebetteten Kokken, wenn sie in frische Nährlösungen gebracht

werden, sich ebenso wie die beiden zuerst genannten Formen zu den vegetativen Stäbchen weiter entwickeln. Dies muß auch für diejenigen asporogenen Modifikationen oder Varietäten des *Az. chroococcum* angenommen werden, welche keine Gallertkolonien und keine Dauersporen bilden, vielmehr im vegetativen Lebensstadium nur in Form von gewöhnlichen, normalen Stäbchen und im fruktifikativen als dünnwandige „alveoläre Kernzellen" ohne Schleimhüllen und Sporenmembranen vorkommen und auf festem Nährboden weiße, sich nicht braun verfärbende Kolonien bilden. In allen diesen Fällen sind jedoch die als „Sporen" aufzufassenden Fortpflanzungsorgane morphologisch durch ihre Kokkusform und cytologisch durch die alveoläre Struktur des Cytoplasmas und des Zellkerns von den vegetativen Formen scharf unterschieden.

Nicht minder mannigfaltig sind auch die als Dauersporen zu bezeichnenden Fortpflanzungsorgane sowohl in bezug auf die Art ihrer Entstehung, als auch bezüglich ihrer Strukturen. Wie schon oben dargetan wurde, können Dauersporen des Azotobacter direkt aus den vegetativen Formen des zweiten Typus, d. h. aus den dickwandigen „diffusen Kernzellen" hervorgehen; es wird nur die schon vorhandene derbe Membran weiter verdickt und außerhalb derselben eine zweite, als Exosporium zu bezeichnende Membran gebildet, in welchem Falle eine Dauerspore direkt aus der vegetativen diffusen Kernzelle entsteht. Diese Art von Sporen kommt verhältnismäßig selten vor und scheint nur auf diejenigen Fälle beschränkt zu sein, wo nach einer längeren Dauer einer verhältnismäßig schwachen Aeration rasches Eintrocknen der Substanz eintritt. Regel ist es vielmehr, daß die diffusen Kernzellen des vegetativen Stadiums sich mit Gallerthüllen umgeben und in den Gallertkolonien in diffuse oder alveoläre Kernkokken übergehen. Findet die Weiterentwicklung der Kokken bei ungehindertem Luftzutritt statt, so werden die Gallerthüllen aufgelöst, die in denselben eingeschlossenen Kokken umhüllen sich mit einer neuen Membran, die sich weiter zur Sporenmembran differenziert, und werden so zu Dauersporen. Es kann aber auch der Fall eintreten, daß es beim raschen Austrocknen des Substrats zur Auflösung der Gallerthüllen gar nicht kommt, letztere vielmehr einschrumpfen, vertrocknen und so zur Sporenmembran werden. In diesem Falle geht auch der diffuse Kernkokkus nicht in den alveolären Zustand über und es entsteht sofort eine Dauerspore mit diffusem Kernplasma.

Schon aus dieser Darstellung läßt sich entnehmen, daß die Art und Weise, wie die Sporenmembran entsteht, recht mannigfaltig ist. Die Frage demnach, ob die Sporen des *Az. chroococcum* endogen im Innern der Mutterzelle oder direkt aus der Mutterzelle durch Umhüllung derselben mit einer besonderen Membran, d. h. exogen, entstehen, kann für beide Fälle bejaht werden. Sie entstehen endogen, wenn in der sich amorph auflösenden oder zu Gallerthüllen aufquellenden Mutterzellmembran eine besondere, als Sporenmembran zu bezeichnende Membran um den fruktifikativen Kokkus angelegt wird; sie entstehen exogen, wenn die verquellende Mutterzellmembran beim raschen Eintrocknen sich unmittelbar dem Kokkus anlegt und so zur Sporenmembran wird. Ob es im letzteren Falle doch nicht zur Anlage einer zarten, unter gewöhnlichen Umständen nicht sichtbaren, besonderen Sporenmembran kommt, muß ich dahingestellt sein lassen. Der einzige Unterschied zwischen den anderen endosporen Bakterien und den Azotobactersporen würde darin liegen, daß bei den ersteren die Mutterzellmembran in der Regel erst nach Fertigbildung der Sporen verquillt, während bei Azotobacter sich dieser Vorgang gleichzeitig mit, zuweilen sogar vor der Ausbildung des Fruktifikationsorgans vollzieht. Übrigens spielt sich auch bei den endosporen Bazillen der Auflösungsprozeß der Sporenmutterzellmembranen nach meinen Erfahrungen bald gleichzeitig mit der Sporenbildung, bald wieder recht spät ab.

Viel wichtiger als die Art und Weise der Anlage der Sporenmembran sind für die Frage, ob Azotobactersporen den endogenen Sporen anderer Bakterien an die Seite gestellt werden können, die inneren Vorgänge und die Strukturveränderungen, welche in den Bakterienzellen während der Sporulation vor sich gehen. Leider wissen wir über diese Vorgänge gar nichts oder nur äußerst wenig. Soviel mir bekannt ist, hat nur Schaudinn (35) beim *Bacillus Bütschlii* den Akt der Sporenbildung in cytologischer Beziehung verfolgt und, soweit ich beurteilen kann, auch klargelegt. Bei dieser Bakterie ist die Kernsubstanz im vegetativen Lebensstadium diffus oder, richtiger gesagt, alveolär durch das ganze Plasma verteilt. Tritt nun der *Bacillus* in das Fruktifikationsstadium ein, so fließt die Kernsubstanz an den beiden Polen (bei *B. Bütschlii* werden zwei im Stäbchen angelegt) zu länglichen, alveolären Gebilden zusammen, welche „den Zellkernen vieler Protozoen außerordentlich ähnlich sind“ und junge Sporenanlagen darstellen. Indem diese

Sporenanlagen durch Ausstoßung des Organisationswassers ihre alveoläre Struktur verlieren, gleichzeitig sich verdichten und stark lichtbrechend werden, werden sie von einer Plasmaschicht bedeckt, umhüllen sich mit einer doppelten Membran und werden so zu Sporen. Beim Azotobacter verläuft der Sporenbildungsprozeß in ähnlicher Weise, aber in gerade umgekehrter Reihenfolge. Im vegetativen Zustande ist die Kernsubstanz normal nicht diffus oder alveolär mit dem Plasma vermengt, sondern zu individualisierten Zellkernen organisiert; beim Eintritt in das Fruktifikationsstadium lösen sich die Zellkerne in Chromidien auf, welche sich mit dem Cytoplasma vermengen und eine alveoläre Zellstruktur veranlassen; diese geht aber mit fortschreitender Reife verloren und die Spore wird zu einer „diffusen Kernzelle". Ist aber die Kernsubstanz, wie dies bei den als Anpassungsform bezeichneten diffusen Kernzellen der Fall ist, im vegetativen Stadium diffus im Plasma verteilt, so kann die Spore direkt aus der diffusen Kernzelle werden, oder es geht bei der Fruktifikation die diffuse Kernsubstanz in den alveolären Zustand über, um dann wieder zur diffusen Kernzelle zurückzukehren. Erst dann wird eine Plasmaschicht um die alveoläre Kernzelle und hierauf auch die doppelte Sporenmembran angelegt. In allen diesen Fällen resultiert demnach, insoweit es sich um normale und nicht abortive oder krankhafte Zustände handelt, eine Spore mit diffus verteilter Kernsubstanz. Die cytologischen Vorgänge sind bei *Azotobacter chroococcum* und *Bacillus Bütschlii*, streng genommen, die gleichen, spielen sich aber in entgegengesetzter Reihenfolge ab. Soviel ich die in der Literatur zerstreuten, sehr fragmentarischen Angaben über die cytologischen Vorgänge bei der Sporenbildung anderer Bakterien beurteilen kann und soweit meine eigenen, an anderen Bakterien gemachten Beobachtungen reichen, ist die Sporenbildung bei den Bakterien stets mit Strukturveränderungen der Kernsubstanz, bezw. der chromatischen Bestandteile der Zelle verbunden. Ich hoffe, auf diesen Gegenstand bei einer anderen Gelegenheit in nicht allzuferner Zeit zurückkommen zu können.

Cytologische Regenerations- und Degenerationserscheinungen. Es erübrigt noch, die Erscheinungen der Regeneration und der Involution, die wir schon in der morphologischen Entwicklung des Azotobacter kennen gelernt haben, vom cytologischen Gesichtspunkte aus näher zu beleuchten.

Bei der Regeneration des Azotobacter, gleichviel ob sich dieselbe

durch Ausstoßen bestimmter Elemente der Leibessubstanz außerhalb der Zelle oder im Innern derselben vollzieht, spielen die Zellkerne, resp. die als Chromidien bezeichneten Zellkernbestandteile die Hauptrolle. Wenn sie auch nicht als die alleinigen Träger des Lebens angesprochen werden können und an der Verjüngung auch das Plasma beteiligt sein muß, so überwiegt doch der Anteil der Kernsubstanz an diesem Prozeß bei weitem die Mitwirkung der plasmatischen Zellsubstanz. Dies kann schon daraus geschlossen werden, daß die aus der Zelle ausgestoßenen Körperchen sehr stark lichtbrechend sind, demnach in der Hauptmasse aus chromatischer Kernsubstanz bestehen müssen. Zieht man noch in Erwägung, daß Zellkerne und deren Abkömmlinge, die Chromidien, wie dies an mehreren Stellen dieser Arbeit dargetan wurde, an den wichtigsten Lebensprozessen der Zelle, wie Vermehrung, Teilung, Fruktifikation nicht nur regen Anteil nehmen, sondern diese Prozesse gewissermaßen erst einleiten und hervorrufen, so wird man sich der Einsicht nicht verschließen können, daß sie eben und nicht das Plasma das treibende Agens der Zellverjüngung sind. Die Anschauung, daß die Verjüngung der Zellen von den Zellkernen und deren Abkömmlingen ausgeht, findet übrigens ihre Stütze in den zahlreichen Beobachtungen, die ich gelegentlich anderer Untersuchungen über Regenerationserscheinungen gemacht habe. Es wurde schon oben erwähnt, daß ich die Teilungen der aus absterbenden Zellen ausgestoßenen lichtbrechenden Körperchen (Fig. 9, Taf. IX) direkt beobachtet habe; sie behielten dabei ihren starken Lichtglanz, welcher erst dann verloren ging, nachdem sie zur bedeutenderen Größe ausgewachsen waren und Strukturen der gewöhnlichen Zellen erkennen ließen. In manchen Tropfen- und Großkulturen waren sie massenhaft zu finden und zeigten alsdann die gleichen Reaktionen, wie die in den gewöhnlichen Zellen vorkommenden Zellkerne und Chromidien. Ich konnte auch zu wiederholten Malen die Entstehung der Regenerationsformen aus den Zellkernen im Innern der Zellen beobachten. In einer Tropfenkultur, welche nach 2 Tagen mit Vaselinverschluß gegen Verdunstung geschützt wurde, zeigten die meisten Stäbchen schon am nächsten Tage Absterbeerscheinungen und gingen bald zugrunde; ein Teil der Stäbchen entwickelte sich aber weiter zu Kokken mit vier lichtglänzenden Chromidienkörperchen. In diesen Kokken, von denen einige sogar schwärmfähig waren und ziemlich lebhafte Eigenbewegungen zeigten, konnte ich

nach etwa 10 Tagen größere lichtbrechende Körperchen beobachten, die bei stärkeren Vergrößerungen sich als winzige fruktifikative Kokken mit 4 peripherisch angeordneten, stärker lichtbrechenden Körnchen erwiesen. Es unterliegt demnach keinem Zweifel, daß hier eine Umwandlung der Chromidien direkt in sporulierende Kokkenzellen stattgefunden hat. Bemerkenswert ist noch der Umstand, daß die betreffenden Mutterkokken zu dieser Zeit noch schwärmfähig waren und Eigenbewegungen zeigten, was von der außerordentlichen Lebensenergie unseres Mikroben beredtes Zeugnis gibt. Ähnliches habe ich in mit Vaselin gedichteten Tropfenkulturen, zu denen Gallertkolonien von sporulierenden Kokken zur Aussaat verwendet wurden, kurz nach Auskeimung derselben beobachten können; es kam in diesem Falle bei der Mehrzahl der gekeimten Individuen nicht zur Ausbildung der vegetativen Stäbchenformen, sondern es bildeten sich schon in der dritten Generation wieder Kokkenformen, in denen regenerativ aus den Chromidien winzige Alveolarkernzellen entstanden. Solche Kokken mit regenerativ entstandenen winzigen Kokken im Innern kann man auch in alten Kulturen solcher Nährlösungen, die wie z. B. die Beijerinck'sche Mannit- oder Glukosenährlösung für die normale Entwicklung des Azotobacter ungeeignet sind, sehr oft beobachten. Ich verweise diesbezüglich auf Fig. 8, Taf. IX, und deren Erklärung. Zu erwähnen wäre noch, daß regenerative Mikroazotobacterkokken auch in den Gallertkolonien neben den Normalformen nicht gerade selten beobachtet werden können.

Wie die Regenerationsvorgänge stehen auch die Degenerationserscheinungen in den absterbenden Zellen mit der Kernsubstanz der Zelle im innigen Zusammenhange. Die ersten Anzeichen der gestörten Funktion des Zelllebens geben sich vor allem in den Veränderungen kund, welche die Kernelemente der Zelle erleiden. Äußerlich sieht die kränkelnde Zelle bezüglich ihrer Form, Größe und Beschaffenheit des Cytoplasmas noch ganz normal aus, sie verrät jedoch ihren krankhaften Zustand durch Vermehrung der Zellkernelemente oder durch Veränderung der Zellkernstruktur. Im vegetativen Lebensstadium manifestieren sich diese Veränderungen entweder dadurch, daß individualisierte Zellkerne mit dem hellen Hof verschwinden, dafür aber Chromidien in größerer Anzahl (8—10—12 und mehr) in den Zellen zum Vorschein kommen, oder aber dadurch, daß individualisierte Zellkerne zwar mehr oder

weniger intakt erhalten bleiben, sich aber stark vergrößern und mit Fuchsin-Methylgrün nicht die tief- bis schwarzblaue Färbung geben, sondern eine rotviolette Farbe annehmen (s. Fig. 5, *xy*, Taf. VII, und deren Erklärung). Ich glaube, daß die soeben geschilderten Veränderungen, welche unter minder günstigen Ernährungsbedingungen schon in ganz jungen Kulturen beobachtet werden, die Vorstadien der als Anpassungsformen gedeuteten vegetativen Zustände der diffusen Kernzellen bilden. Vorausgesetzt muß dabei werden, daß die Aerations- und sonstigen Ernährungsverhältnisse nicht dermaßen ungünstig sind, daß sie die Entwicklung hemmen oder abnorme Degenerationsformen hervorbringen. Ist das letztere der Fall, so werden eben keine Anpassungsformen gebildet, vielmehr treten Involutionsformen mit allen Erscheinungen der fortschreitenden Degeneration der Zellen zum Vorschein. Diese Erscheinungen beruhen darauf, daß Zellkerne und Chromidien in immer kleinere Partikelchen zerfallen und den ganzen Inhalt der zugleich auch äußerlich sich deformierenden Zelle mehr oder weniger dicht erfüllen. Diese Kernpartikelchen färben sich anfänglich, solange sie noch klein sind, mit Kernfarbstofflösungen in der für Chromatinsubstanz charakteristischen Weise, später nehmen sie an Größe und Umfang zu, werden in eigentümliche, weiß oder gelblich glänzende Körnchen von bald rundlicher, bald länglicher, öfters biskuitähnlicher Form umgestaltet und verlieren gänzlich ihre Fähigkeit, sich mit Kernfarbstoffen und überhaupt mit Anilinfarbstoffen zu färben. Die geschilderten Veränderungen gehen sowohl in vegetativen, als auch in fruktifikativen Zellen ohne Rücksicht auf deformative Gestaltungen, welche die Zellen gleichzeitig erleiden, in gleicher Weise vor sich. Gleichzeitig mit diesen stofflichen Umänderungen der Kernelemente wird in den absterbenden Zellen, gleichviel ob dieselben vegetativ oder fruktifikativ sind, Glykogen in reichlichen Mengen gespeichert, selbstverständlich nur in dem Falle, wenn Kohlenstoffnahrung im Nährsubstrat noch nicht aufgebraucht wurde; denn sie färben sich schon mit ganz schwacher Jodjodkaliumlösung tief rotbraun. In diesem Zustande können sich solche Involutionsformen wochen- und monatelang erhalten. Allmählich aber schwindet auch das Glykogen zuerst aus einzelnen, dann auch aus der Mehrzahl der Zellen, oder auch aus allen, welche alsdann mit einer zumeist gelblich glänzenden, homogenen Masse oder mit Körnchen von derselben Beschaffenheit erfüllt erscheinen (Fig. 5–7,

Taf. VIII). Sind es sporulierende Kokken gewesen, die dieser Degeneration anheimfallen, so füllt die gelbliche, homogene Masse den ganzen Innenraum der Spore aus. Sind es dagegen vegetative Formen gewesen, die involutiv zu kürzeren oder längeren Fäden ausgewachsen sind, so bilden sich in ihnen einzelne gelbliche Körnchen, welche namentlich in gleichmäßig dünnen Fäden zu längeren Reihen von glänzenden, rundlichen Gebilden angeordnet sind und so Reihen von endogen gebildeten Sporen vortäuschen können. Tatsächlich hat Mencl (11) solche zu längeren Fäden ausgewachsene und mit lichtbrechenden Körnchen erfüllte Degenerationsformen beobachtet, die fraglichen Körnchen für Sporen gehalten und als solche abgebildet. Hieher gehören auch die von Heinze (27) beobachteten unregelmäßig eckigen oder auch regelmäßig kugelförmigen Riesenzellen, welche von dem genannten Forscher für Sporangien gehalten und erklärt wurden. Hätten die beiden Forscher mit den vermeintlichen Sporen Keimungsversuche angestellt, so hätten sie sich leicht überzeugen können, daß diese Gebilde nicht weiter entwicklungsfähig sind.

Die stofflichen Veränderungen, welche die Kernelemente und wohl auch das Plasma der degenerierenden Zellen erleiden, sind sehr weitgehend. Die fraglichen glänzenden Körnchen und Massen, welche aus den Kernelementen und dem Plasma bei der Zelldegeneration entstehen, zeigen sich nicht nur Farbstoffen, sondern auch anderen Reagenzien gegenüber sehr indifferent. Sie werden weder von Kalilauge, noch von verdünnter Salz- und Schwefelsäure aufgelöst oder in bemerkbarer Weise angegriffen; auch in Alkohol und Äther sind sie unlöslich oder quellen nur, namentlich in den Anfangsstadien ihrer Entstehung etwas auf. Dagegen werden sie schnell und leicht in xylolhaltigem Alkohol, reinem Xylol und Chloroform aufgelöst. Werden Haufen von degenerierten Sporen mit diesen Lösungsmitteln behandelt, so löst sich zumeist der ganze Inhalt der Sporen ganz auf und es bleibt nur ein Netz von entleerten Membranen zurück. Mit Sudan III färben sich die Körnchen und homogenen Massen mehr oder weniger intensiv rot. Aus allen diesen Reaktionen ist zu schließen, daß die fraglichen degenerativen Gebilde des Zellinhalts aus einer fettartigen Substanz bestehen. Über die chemische Konstitution dieser Fettsubstanz kann ich nichts Näheres angeben und ich muß es Fachchemikern überlassen, ihre chemische Zusammensetzung zu bestimmen.

Es wäre hier vielleicht der Ort, die zahlreichen Analogien und Homologien, welche in morphologischer und cytologischer Beziehung zwischen *Azotobacter chroococcum* und manchen einzelligen Algen einerseits, manchen niederen Protozoen anderseits, bestehen, einer vergleichenden Betrachtung zu unterziehen. Doch würde ein solches Unternehmen weit über das Ziel hinausgehen, welches dieser Arbeit vorgesteckt wurde. Übrigens muß ich ein Eingehen auf dieses Thema schon aus dem Grunde unterlassen, da manche morphologische und cytologische Lebenserscheinungen unseres Organismus im vorigen nur andeutungsweise skizziert oder auch ganz mit Stillschweigen übergangen wurden, um das schon an sich recht komplizierte Bild der Entwicklungsgeschichte unseres Organismus noch nicht weiter zu komplizieren und zu verwirren. Auf manche dieser Erscheinungen werde ich im zweiten Teil dieser Abhandlung, insoweit dieselben mit biologischen und ernährungs-physiologischen Prozessen in Verbindung stehen, noch zurückkommen. Die allgemeinen Gesichtspunkte und Schlußfolgerungen, die aus meinen sowohl morphologisch-cytologischen, als auch biologisch-physiologischen Untersuchungen zu ziehen wären, werden zweckgemäß erst am Schluß dieser Arbeit zur Sprache gelangen.

Literatur.

1) Beijerinck M. W. Über oligonitrophile Bakterien. Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenk. usw., Abt. II, Bd. VII, 1901.

2) Fischer Hugo. Über Stickstoffbakterien. Verhandl. d. naturh. Vereins d. Rheinl., Westf. usw., Jahrg. 62, 1905. Mit 1 Taf.

3) Fischer Hugo. Ein Beitrag zur Kenntnis der Lebensbedingungen von stickstoffsammelnden Bakterien. Zentrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XIV, 1905 und Zweiter Beitrag zur Kenntnis usw., daselbst Bd. XV, 1906.

4) Krzemieniewski Severin u. Helene. Zur Biologie der stickstoffbindenden Bakterien. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie, Juillet 1906.

5) Christensen Harald R. Über das Vorkommen und die Verbreitung des *Azotobacter chroococcum* in verschiedenen Böden. Zentrbl. für Bakter. usw., Abt. II, Bd. XVII, 1907.

6) Schneider Ph. Mitteil. aus dem agrikult.-chem. Instit., Zentrbl. für Bakter. usw., Abt. II, Bd. XVIII, 1907.

7) von Feilitzen. Untersuchungen über das Vorkommen von *Azotobacter* in Moorböden. Fühling's Landw. Ztg. 1910.

8) Benecke und Keutner. Über stickstoffbindende Bakterien aus der Ostsee. Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. XXI. 1903.

9) Lipman I. G. Azotobacter-Studien II. Ref. im Zentrbl. für Bakter., Abt. II, Bd. XIX, 1907 aus: XXVI Ann. report of the New-Jersey State Agricult. experim. Station, New Brunswick.

10) Löhnis F. und Westermann T. Über stickstoffbindende Bakterien. Zentrbl. f. Bakter., Abt. II, Bd. XVII, 1907.

11) Mencl Em. Die Kernäquivalente und Kerne bei *Azotobacter chroococcum* und seine Sporenbildung. Archiv für Protistenkunde, Bd. XXII, 1911.

12) Beijerinck M. W. und A. van Delden, Über die Assimilation des freien Stickstoffs durch Bakterien. Zentrbl. für Bakter., Abt. II, Bd. IX, 1902

13) Gerlach und Vogel. Stickstoffsammelnde Bakterien. Zentralbl. für Bakt., Abt. II, Bd. VIII, 1902 und: Weitere Versuche mit stickstoffbindenden Bakterien. Zentrbl. f. Bakt., Abt. II. Bd. IX, 1902.

14) Krzemieniewski S. Untersuchungen über *Azotobacter chroococcum* Beijer., Bull. de l'Acad. des Scienc. de Cracovie, Novembre 1908.

15) Krzemieniewska Helene. Der Einfluß der Mineralbestandteile der Nährlösung auf die Entwicklung des Azotobacters. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie, Mai 1910.

16) Kaserer Hermann. Zur Kenntnis des Mineralstoffbedarfes von Azotobacter I. Zeitschr. für das landw. Versuchswesen Österreichs, Jahrg. XIV, 1911.

17) Remy Th. und Rösing G. Über die biologische Reizwirkung natürlicher Humusstoffe. Zentrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XXX, 1911.

18) Christensen Harald R und Larsen O. H. Untersuchungen über Methoden zur Bestimmung des Kalkbedürfnisses des Bodens. Zentrbl. f. Bakter., Abt. II, Bd. XXIX, 1911.

19) Omielański W. L. und Sewerowa P. O. Die Pigmentbildung in Kulturen des *Azotobacter chroococcum*. Zentrb. für Bakter., Abt. II, Bd. XXIX, 1911.

20) Stoklasa Julius. Beitrag zur Kenntnis der chemischen Vorgänge bei der Assimilation des elementaren Stickstoffs durch *Azotobacter* und *Radiobacter*. Zentrbl. für Bakt., Abt. II, Bd. XXI, 1908.

21) Löhnis F. und Pillai N. K. Über stickstofffixierende Bakterien. III. Zentrbl. für Bakt., Abt. II, Bd. XX, 1908.

22) Prażmowski Adam. Historya rozwoju i morfologia azotobaktera (*Azotobacter chroococcum* Beijer). Wiadomość tymczasowa. Rozprawy Wydz. matem.-przyrodn. Akad. Umiej. w Krakowie. Grudzień 1911.

23) Prażmowski Adam. Morphologie und Cytologie des *Azotobacter chroococcum* Beijer. Vorl. Mitt. Zentrbl. für Bakter., Abt. II, Bd. XXXII, 1912.

24) Prażmowski Adam. O tworzeniu się zarodników u bakteryj. Rozpr. i sprawozd. Wydz. matem.-przyrod. Akad. Umiej. w Krakowie, 1888. S. auch kurzes Autoref. dieser Arbeit im Biolog. Zentralbl. Bd. VIII, 1888.

25) Migula W. System der Bakterien, Bd. I, Allg. Teil, Jena, 1897.

26) Hiltner L. und Störmer K. Neue Untersuchungen über die Wurzelknöllchen der Leguminosen und deren Erreger. Arbeiten aus d. biol. Abteil. für Land- u. Forstwirtschaft am kais. Gesundheitsamte. Bd. III, 1903.

27) Heinze Berthold. Über die Bildung und Wiederverarbeitung von Glykogen durch niedere pflanzliche Organismen. Zentrbl. für Bakter., Abt. II, Bd. XII, 1904 u. Bd. XIV, 1905.

28) Winogradsky S. *Clostridium Pastorianum*, seine Morphologie und seine Eigenschaften als Buttersäureferment. Zentrbl. f. Bakter.. Abt. II, Bd. IX, 1902.

29) Raýman Bohuslav et Kruis Karel. Des noyaux des bactéries. Bull. internat. de l'Acad. des Sciences de l'Emp. Francois Joseph I. Prague 1904.

30) Kohl F. G. Über das Glykogen und einige Erscheinungen bei der Sporulation der Hefe. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XXV, 1907.

31) Guillermond A. Le noyau des levûres. Annal. mycolog. 1904.

32) Guillermond A. Remarques critiques sur differentes publications parues récemment sur la cytologie des levûres et quelques observations nouvelles sur la structure de ces champignons. Zentrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XXVI. 1910.

33) Meyer Arthur. Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Ztg., Jahrg. 62, 1904.

34) de Bary A. Vorlesungen über Bakterien, Leipzig 1885.

35) Schaudinn Fritz. Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. Archiv für Protistenkunde, Bd. I, 1902.

Erklärung der Tafeln.

Sämtliche Zeichnungen sind von freier Hand aufgenommen, daher die angegebenen Vergrößerungen nur approximativ. Vergrößerungen über 1000 : 1 beziehen sich auf Zeiss Apochromat-Immersion 2 mm und Kompensationsokulare 8 und 12, darunter zum Teil auf Immersion 2 mm, zum anderen Teil auf Trockensysteme E und F und Kompensationsokulare 6—12.

Tafel VII.

Fig. 1. Eine Gruppe von vegetativen Stäbchen aus einer jungen Tropfenkultur (4—5 Stunden nach Auskeimung der Sporen). Vergr. 1040.

Fig. 2. Die aufeinander folgenden Teilungsstadien (a—f) eines Doppelstäbchens (α und β) aus einer Tropfenkultur. Zwischen a und f ist etwas über eine Stunde verflossen. Vergr. 1000.

Fig. 3. Faden (a) und zu Fäden auswachsende Stäbchen (b) aus einer Tropfenkultur. Die Zahlen über b bezeichnen die Beobachtungszeit. Die Pfeilchen bedeuten, daß die Stäbchen davongeschwärmt sind. Vergr. 1040.

Fig. 1—3 *in vivo* aufgenommen, die folgenden 4—11 nach Behandlung mit verdünnten Lösungen von Methylenblau oder Fuchsin-Methylgrün.

Fig. 4. Drei Doppelstäbchen mit der die Schwesterstäbchen noch verbindenden Schleimbrücke der äußeren Membran. Vergr. verschieden.

Fig. 5. Vegetative Stäbchen, zum Teil in Kokken übergehend, mit diffus verteilter Kernsubstanz und doppelt konturierten Membranen. Bei x und y sieht man die stark vergrößerte und in Auflösung befindliche Chromatinsubstanz der Zellkerne; bei z, daß die kokkusartigen Zellen vor jeder Teilung sich verlängern. Vergr. 1000—1500.

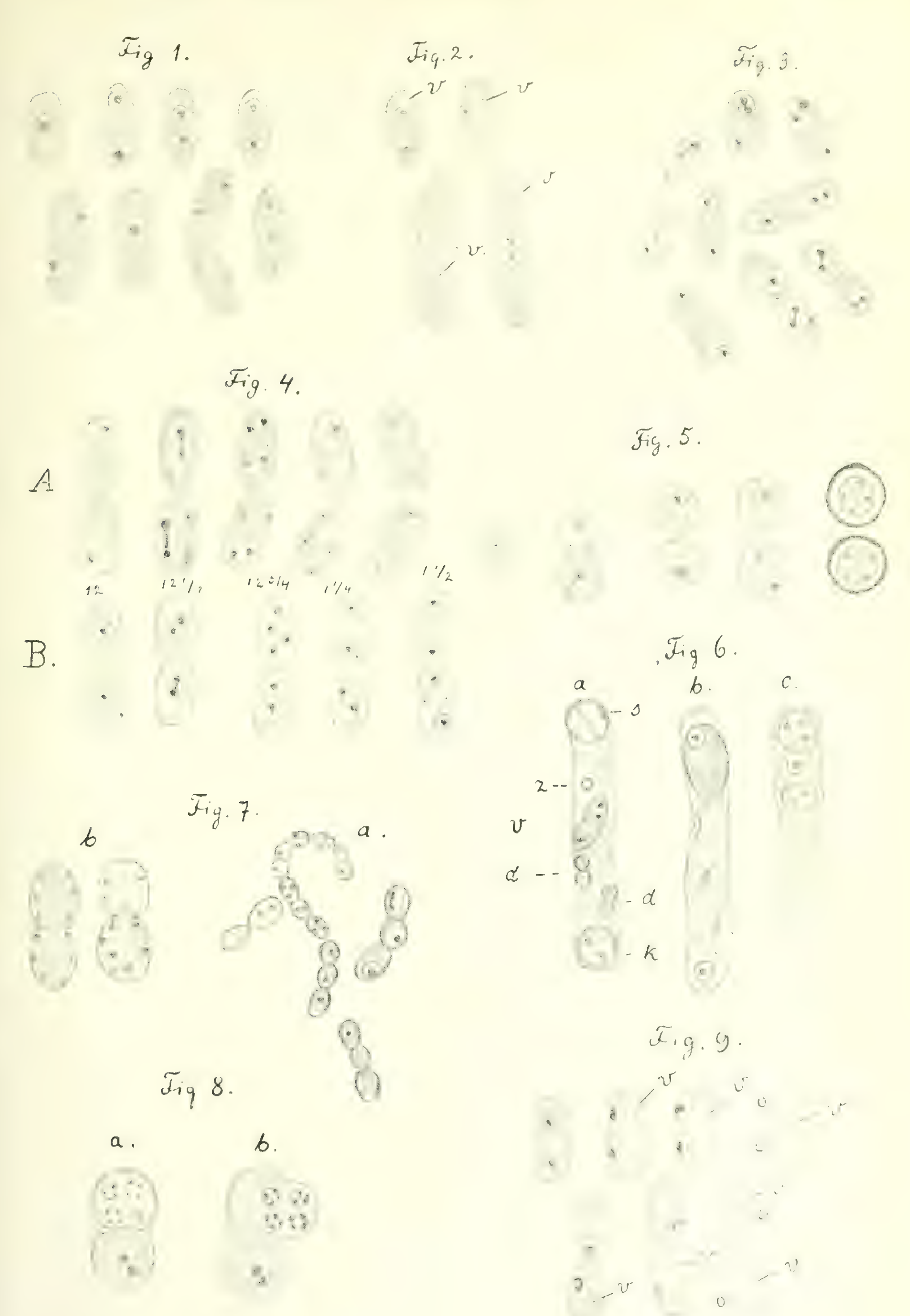
Fig. 6. Übergang der vegetativen Stäbchenformen in die fruktifikativen Kokkusformen. A gewöhnliche normale Formen, B geschnäbelte Übergangsformen,



A. Prażmowski.



A. Prażmowski.



A. Prażmowski.

C zeigt die Verschleimung der Mutterzellmembran, wodurch erst der Kokkus die Kugelform annimmt. Vergr. 1500.

Fig. 7. *A* Kokken mit exzentrisch gelegenem Zellkern und eigentümlich peripherisch angesammeltem Plasma an der dem Zellkern gegenüberliegenden Seite. Vergr. 720. In *B* dieselben stärker vergrößert, *s* Sporen oder sporenartige Formen dieser Kokken. Vergr. 1500.

Fig. 8. Sporen, welche sich direkt aus den vegetativen diffusen Nukleарzellen entwickelt haben. Vergr. 1500.

Fig. 9. Drei Entwicklungsphasen eines zu einer Gallertkolonie sich entwickelnden Diplokokkus. *a* 1500 mal vergrößert. *b* und *c* 750.

Fig. 10. Auflösungszustände der Gallertkolonien; in *c* und *d* (unteres Paar) sind die Schleimhüllen bis auf kleine, zu fadenartigen Gebilden kollabierende Reste aufgelöst und die Sporen fast fertig gebildet; in *a* u. *b* sind die Gallerthüllen noch teilweise erhalten. Vergr. 1500.

Fig. 11. Vegetative Stäbchen in Schleimhüllen. *a* eine Stäbchenkette unter gewöhnlichen Beobachtungsbedingungen; *b* dieselbe Stäbchenkette mit Methylenblau behandelt; *c* eine unsegmentierte Stäbchenkette nach Behandlung mit Fuchsin-Methylgrün. Vergr. *a* u. *b* 720, *c* 1000.

Tafel VIII.

Fig. 1. Eine aus 8 Zellen bestehende Schleimkolonie, die Teilungen nach zwei Richtungen des Raumes zeigend; die äußere, gemeinsame Gallerthülle verquollen. In *b* dieselbe Kolonie wie in *a*, aber mit den aus dem unteren Zellenpaar herausgedrückten Diplokokken; *sh* die innere Schleimhülle. Mit Methylenblau gefärbt. Vergr. 1500.

Fig. 2. Geißeln der vegetativen (*a*) und fruktifikativen (*b*) Formen — nach Löffler's Methode gefärbt. In *a* sieht man die blasig abgehobene äußere Membran. Vergr. 1500.

Fig. 3. Die aufeinanderfolgenden Stadien der Sporenkeimung bis zur Ausbildung der vegetativen Formen (*ik*). Die Zeichnung ist aus zahlreichen direkten Beobachtungen in Tropfenkulturen zusammengestellt, um ein einheitliches Bild der Entwicklung zu geben. Erklärung der einzelnen Entwicklungsphasen s. Text. Vergr. 1500.

Fig. 4. Keimung der Gallertkolonienkokken (Wassersporen). Es sind nur die wichtigsten Stadien wiedergegeben, die intermediären weggelassen. Die Pfeilchen bedeuten das Davonschwärmen der Stäbchen. Vergr. 1500.

Fig. 5—7: Involutionsformen, mit Fuchsin-Methylgrün gefärbt.

Fig. 5. Drei absterbende Stäbchen, in der Mitte kugelförmig aufgebläht. Agarkultur mit reinem $Fe(OH)_3$. Vergr. 1000.

Fig. 6. Stäbchen- und fadenförmige Involutionsformen aus Glukosenährlösung auf Leitungswasser mit Zusatz von 1,5‰ $CaCO_3$. Die dunkel schraffierten nach Behandlung mit Methylenblau. An einzelnen Stäbchen *x* sieht man Aussprossungen des Inhalts, an anderen das Austreten der Chromatinkörner (Chromidien). Vergr. 1000.

Fig. 7. *A* sporangienartige Involutionsformen aus verschiedenen Nährlösungen (vorwiegend Beijerinck'sche Mannitnährlösung) mit stark lichtbrechenden

Körnchen, z. T. mit Vakuolen; *B* ebensolche aus Gallertkolonien entstanden; *C* hefeartige Kugelformen aus einer Tropfenkultur. Vergr. 1000.

Tafel IX.

Sämtliche Figuren dieser Tafel sind bei einer Vergrößerung von 1500 (Zeiss Apochr. Immersion 2 mm, Okular 12) aufgenommen worden; Fig. 2, 3, 6, 7, 9 nach Färbung, die übrigen *in vivo*.

Fig. 1. Vegetative Stäbchen mit Individual-Zellkernen.

Fig. 2. Desgleichen, aber gefärbt mit Fuchsin-Methylgrün, zum Teil mit Vakuolen.

Fig. 3. Eine Gruppe von vegetativen Stäbchen und Übergangsformen mit zum größten Teil in Teilung begriffenen Zellkernen. Gefärbt nach Rayman und Kruis.

Fig. 4. Zellkernteilungsbilder, aufgenommen auf Grund direkter ununterbrochener Beobachtung in Tropfenkulturen. Die Zahlen bezeichnen die Beobachtungszeit.

Fig. 5. Die Zellkernveränderungen im Fruktifikationsstadium.

Fig. 6. Drei involutive Stäbchen, welche aus den Zellkernen, resp. Chromidien regenerative Kokken und Stäbchen entwickelten. In *a* sieht man bei *n* einen desorganisierten Zellkern, *kk* sind zwei winzige Diplokokken, *v* ein in Teilung begriffenes vegetatives Stäbchen mit zwei Individualzellkernen, *s* und *k* sporulierende Kokken; in *b* ist ein einziges großes Stäbchen mit Individualzellkern entstanden; in *c* haben sich drei sporulierende Kokken entwickelt.

Fig. 7. Regenerative Mikro-Azotobacterkokken (*a*) und Übergangsformen (*b*) von normaler Größe aus derselben Kultur wie die Stäbchen *a*, *b*, *c* in Fig. 6.

Fig. 8. Ein Diplokokkus aus einer absterbenden Kultur in Beijerinck'scher Mannitnährlösung. In der oberen Zelle (*a*) sieht man Anfänge einer Kokkenentwicklung aus den Zellkernen, resp. Chromidien; in *b* dieselbe Zelle aus der Hülle durch gelinden Druck herausgedrückt. Die untere Zelle zeigt einen in Teilung begriffenen Zellkern und eine eigentümliche Schichtung des übrigen Inhalts, welche an die in Fig. 7, Taf. VII, dargestellten Strukturen lebhaft erinnert; sie ist zweifellos degenerativ.

Fig. 9. Das Ausstoßen der Zellkerne aus absterbenden vegetativen Stäbchen. Aus einer Tropfenkultur mit Vaselinverschluß.

Zarys teoryi chemicznej zjawisk hemolizy i hemaglutynacyi. — Versuch einer chemischen Theorie der Hämolyse und der Hämagglutination.

Note

de M. *J. DUNIN-BORKOWSKI,*

présentée par M. N. Cybulski m. t. dans la séance du 3 Mars 1912.

Die heute als Hämolyse bezeichneten Erscheinungen waren schon vor hundert Jahren bekannt, ohne jedoch irgend ein Interesse zu erwecken, da es im allgemeinen als natürlich betrachtet wurde, daß unter der Einwirkung von Wasser und Alkalien eine Zerstörung der roten Blutkörperchen erfolgt, wobei das Blut lackfarben wird.

Diese Eigentümlichkeit des Blutes wurde auch als Austritt des Hämoglobins aus den Blutkörperchen bezeichnet, und die Aufmerksamkeit der Forscher wurde erst dann auf diese Erscheinung gelenkt, als man die sogenannten osmotischen Eigenschaften des Blutes kennen gelernt hatte.

Bekanntlich hat sich Hamburger der roten Blutkörperchen zur Feststellung der Isotonie und des isotonischen Koeffizienten der Lösungen bedient. Die Lösungen, in welchen die Blutkörperchen eben aufhörten, das Hämoglobin zu verlieren (d. h. wo sie keine Hämolyse mehr aufwiesen), wurden als isotonisch betrachtet.

Hamburger[1]) deutet seine Versuche folgendermaßen: „Fragt man, wie es zu erklären ist, daß die isotonischen Koeffizienten von de Vries bei den Blutkörperchen wiedergefunden werden, so ist die Antwort mit Hilfe der folgenden Hypothese nicht schwer zu geben. Stellen wir uns vor, das Blutkörperchen bestände aus einem protoplasmatischen Netz, in dessen Maschen sich ein gefärbter, mehr oder weniger flüssiger Inhalt befindet. Dann ist es ausschließlich dieser intraglobulare Inhalt, welcher die wasseranziehende Kraft des

[1]) Osmotischer Druck und Ionenlehre in den med. Wissenschaften, B. I, S. 167.

Blutkörperchens repräsentiert; das protoplasmatische Netz ist daran nicht beteiligt. — Weiter stellen wir uns vor, daß die äußere protoplasmatische Begrenzung permeabel für Wasser sei, nicht aber für die genannten Kristalloide".

Es läßt sich also nach Hamburger's Ansicht das Auftreten der Hämolyse im Falle der fehlenden Isotonie folgendermaßen erklären: In einer hypotonischen Lösung zieht das Blutkörperchen so lange Wasser an, bis sein Inneres denselben osmotischen Druck wie die umspülende Flüssigkeit erreicht hat; ist der osmotische Druck der umgebenden Flüssigkeit niedrig, dann quillt das Blutkörperchen an und verliert sein Hämoglobin.

Wir sehen also, daß die Theorie des osmotischen Druckes den ersten Erklärungsversuch des Mechanismus der hämolytischen Erscheinungen darstellt. Sie vermag aber nicht zu erklären, warum eine ganze Reihe von Salzen trotz der Einhaltung des isotonischen Gleichgewichts hämolytisch wirkt.

Gryns[1]) hat deswegen die Annahme gemacht, daß die Blutkörperchen für gewisse Salze durchlässig sind und daß die in die Blutkörperchen eindringenden Salze die hämolytische Wirkung entfalten. Gryns stellt sogar zwei folgende Regeln auf:

1) Salze mit einem Metallion treten nicht durch;

2) eine Verbindung dringt nicht durch, wenn auch nur einer ihrer Ionen nicht durchdringen kann.

In dieselbe Kategorie von Ansichten, die ich als osmotische Theorien der Hämolyse bezeichnen möchte, gehören auch die Arbeiten von Köppe[2]). Nach diesem Verfasser „sind die roten Blutkörperchen von einer halbdurchlässigen Wand umgeben, die Zerstörung der halbdurchlässigen Wand macht die roten Blutscheiben lackfarben". Diese halbdurchlässige Membran ist nach Köppe mit höchst mannigfaltigen Eigenschaften ausgestattet. „Eine solche halb durchlässige Wand kann durch Wärme schmelzen, durch Chloroform, Schwefelkohlenstoff, Äther u. s. w. sich auflösen, durch Wasserstoffionen katalysiert, durch Hydroxylionen verseift werden".

Von den angeführten Ansichten enthalten nur die Gryns'schen Regeln experimentell kontrollierbare, wenn auch unrichtige[3]) Sätze.

1) Pflüger's Archiv, B. 63, S. 107,

2) Pflüger's Archiv, B. 99, S. 80.

3) J. Dunin-Borkowski. Über die hämolytische Wirkung von Quecksilbersalzen. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1908, S. 494.

Die anderen Autoren schreiben den roten Blutkörperchen die verschiedensten Eigenschaften zu. Durch die größte Willkür zeichnen sich die Annahmen von Köppe aus. Was hat eigentlich die Katalyse einer halbdurchlässigen Membran zu bedeuten? Soll das ein Untergang, ein Zerfall sein, oder aber eine Verbindung der Bestandteile der Membran untereinander? Warum sollen die Wasserstoffionen katalytisch wirken? Ein einfaches Experiment beweist doch, daß im hämolytischen Prozeß fast die ganze Menge der Säure gebunden wird[1]), so daß von einer Katalyse gar keine Rede sein kann.

Die Entdeckung der hämolytischen Sera durch Bordet hat den hämolytischen Fragen eine hervorragende praktische Bedeutung gegeben; das Wesen der Hämolyse erscheint aber durch diese Entdeckung nur um so mehr verwickelt und noch schwerer verständlich. Und dies war durchaus natürlich: wenn wir die roten Blutkörperchen mit einem Ag- oder Hg-Salz hämolysieren, dann haben wir mit einer streng definierten chemischen Verbindung zu tun, während das Serum zwei hypothetische Substanzen enthält, von denen keine an und für sich irgend eine Wirkung auf das Blutkörperchen auszuüben vermag. Die Theorien der Wirkung der hämolytischen Sera sind gewissermaßen mit den Immunitätstheorien verknüpft. Die französische Schule unter der Führung Bordet's mißt dem Amboceptor eine sensibilisierende Wirkung bei, genau so wie die Beize den zu färbenden Körper empfindlich macht. Die deutsche Schule erklärt die hämolytische Wirkung der Blutsera im Sinne der Ehrlich'schen Seitenkettentheorie.

Die hämolytische Wirkung der chemischen Substanzen erklärt Ehrlich[2]) durch eine Vergiftung der Blutkörperchen. Er nimmt an, „daß in den Erythrocyten ein eigenartiges Protoplasma, das Discoplasma vorhanden ist, dessen Hauptfunktion darin besteht, den Austritt von Hämoglobin in das Blutplasma zu verhindern. Wird das Discoplasma abgetötet, so folgt sofort die Diffusion des Hämoglobins, d. h. das Blut wird lackfarben".

Wir sehen also, daß bis jetzt nicht einmal ein Versuch zur Aufstellung einer allgemeinen Theorie der hämolytischen Phänomene gemacht wurde, welche die Wirkung von so differenten Faktoren

[1]) J. Dunin-Borkowski. Sur l'absorption des substances hémolytiques et agglutinantes. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie 1910, S. 608.

[2]) Gesammelte Arbeiten zur Immunitätsforschung, S. 555.

zu erklären vermöchte, wie Wasser, Alkalien, Säuren, Salze der schweren Metalle und Hämolysine.

Um den Chemismus der hämolytischen Reaktionen zu ergründen, untersuchten wir in Gemeinschaft mit Dr. Szymanowski[1]) die Wirkung fast aller anorganischen Salze auf die roten Blutkörperchen und gelangten zu dem Ergebnis, daß sehr viele Verbindungen ausschließlich agglutinierend wirken, während andere in schwachen Konzentrationen hämolysieren, in stärkeren agglutinieren; außerdem haben wir in der Kombination von Cyankali und Borsäure eine Analogie mit der Wirkung der hämolytischen Blutsera nachweisen können.

Aber weder diese Analogie noch eine ganze Reihe von Tabellen haben zur Aufdeckung irgendwelcher allgemeinen Regeln oder Zusammenhänge zwischen der Hämolyse und den chemischen Valenzen oder Affinitäten geführt. Es hieß tiefer greifen und die quantitativen Verhältnisse im Verlauf der Hämolyse und der Agglutination prüfen.

Ich habe mich der Aufgabe unterzogen, die bei der Hämolyse und bei der Agglutination gefundenen Substanzmengen zu bestimmen. Diese Untersuchungen[2]) haben ergeben, daß die Bindung der Silber-, Quecksilber- und Kupfersalze durch die roten Blutkörperchen streng nach den Gesetzen der Adsorption erfolgt, daß aber die Erscheinungen der Hämolyse und der Agglutination nicht immer mit Adsorption Hand in Hand einhergehen; die Eisen- und Bleisalze (Bleinitrat) werden z. B. von den Blutkörperchen gar nicht gebunden.

Die genannten Versuche haben die Frage der Agglutination soweit geklärt, daß z. B. der Satz aufgestellt werden konnte[3]), daß „diejenigen Körper, welche agglutinierend wirken, adsorbiert werden oder Eiweiß zu fällen vermögen“.

Diese Regel vermag z. B. vorauszusehen, daß solche hämolysierende Verbindungen, wie Alkohole, Aldehyde, Ketone, Ester, auf die Blutkörperchen eine agglutinierende Wirkung ausüben müssen. Die von Dr. Eiger[4]) mit Äthyl- und Methylalkohol, sowie mit Azeton

[1]) Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie 1909. S. 746.

[2]) Sur l'absorption, a. a. O.

[3]) J. Dunin-Borkowski. Zur Theorie der Hämagglutination. Internationaler Physiologen-Kongreß, 1910.

[4]) Zeitschrift für Immunitätsforschung, B. 9, S. 239.

angestellten Versuche haben bewiesen, daß diese Körper tatsächlich in höheren Konzentrationen auf die Blutkörperchen agglutinierend wirken.

Schon längst suchten viele Forscher, einen Zusammenhang zwischen der Fällung der Eiweißkörper und der Agglutination nachzuweisen. Es ließ sich aber kein Parallelismus zwischen der Eiweißfällung einerseits und der Agglutination der roten Blutkörperchen andererseits feststellen. Der Vorgang der Agglutination weist nämlich gewisse spezifische Eigentümlichkeiten auf, wie aus dem folgenden Beispiel zu ersehen ist. Nehmen wir z. B. 2 ccm Blutkörperchen, aufgeschwemmt in 50 ccm physiologischer Lösung von $NaNO_3$; zur Agglutination sind 3 ccm $^1/_{10}$ *n* Silbernitratlösung notwendig; um dieselbe Menge Blutkörperchen mit Eisenchlorid zu agglutinieren, müssen wir 15 ccm einer $^1/_{10}$ *n* Lösung nehmen. Dieser Versuch beweist uns deutlich, daß das Silber unvergleichlich stärker agglutiniert als das Eisen (besonders, da in diesen Versuchen die 3 ccm $^1/_{10}$ *n* $AgNO_3$ und die 15 ccm $^1/_{10}$ *n* $FeCl_2$ schon in den 50 ccm mitgerechnet sind).

Wenn wir aber die quantitativen Verhältnisse in der Wirkung dieser beiden Verbindungen berücksichtigen, dann werden wir zum diametral entgegengesetzten Schluß geführt. Es ergibt sich nämlich, daß nach Zusatz von 3 ccm Silbernitrat 2·36 ccm davon momentan adsorbiert werden, während das Eisenchlorid gar nicht adsorbiert wird. Da sich die Erscheinung der Adsorption durch Anhäufung der betreffenden Substanz an der Oberfläche des adsorbierenden Körpers auszeichnet, so folgt daraus, daß bei der Silberagglutination die Blutkörperchen von 0·118 $^1/_n$ $AgNO_3$, bei der Eisenagglutination von 0·03 $FeCl_2$ umgeben sind. Es ist nunmehr klar, daß $FeCl_2$ viel stärker agglutiniert als $AgNO_3$. Wir sehen auch, wie eine die Mengenverhältnisse nicht berücksichtigende Untersuchung zu irrigen Schlüssen führen kann. Indessen wurden in sämtlichen Arbeiten über Hämolyse und Agglutination nicht nur die quantitativen Verhältnisse, sondern auch die chemische Beschaffenheit der einzelnen Bestandteile der Blutkörperchen unbeachtet gelassen. Man pflegte statt dessen verschiedene Hypothesen über Blutkörperchenstruktur in den Vordergrund zu setzen und höchstens auf die Eigenschaften der Eiweißkörper Rücksicht zu nehmen. Die Aufgabe der vorliegenden Abhandlung bildet die Betrachtung der Erscheinungen der Hämolyse und der Agglutination vom Standpunkte der chemischen

Beschaffenheit sämtlicher Bestandteile des roten Blutkörperchens. Wir wollen beginnen mit den einfachsten Erscheinungen in der Hämolyse, mit der Wirkung des Wassers und der hypotonischen Lösungen. Nehmen wir zwei parallele und gleiche Reihen von NaCl-Lösungen: 0·1%, 0·2%, 0·3%, 0·4%, 0·5%, 0·6%, 0·7% und 0·8%. Jedes Röhrchen der ersten Reihe wird beschickt mit je 1 ccm Blutkörperchenaufschwemmung, jedes der anderen mit je 1 ccm Hühnereiweiß (Eierklar). In der ersten Reihe tritt die Hämolyse um so schwächer auf, je höher die Konzentration von NaCl ist, bei 0·7% NaCl fehlt sie vollständig und die Flüssigkeit über den Blutkörperchen ist ganz farblos. In der zweiten Reihe werden die Globuline in kleinen Flöckchen ausgefällt, mit dem Anstieg der Konzentration in immer geringerer Menge; bei 0·7% NaCl fallen sie nicht mehr aus und die Eiweißemulsion ist vollkommen durchsichtig [1]). Wenn wir $NaNO_3$ statt NaCl nehmen, erhalten wir dasselbe Resultat mit dem einzigen Unterschied, daß sich der Grenzpunkt bis 0·9% $NaNO_3$ verschiebt.

Es folgt aus diesen Experimenten, daß sowohl im Eiereiweiß wie in den Blutkörperchen das gleichzeitige Bestehen von verschiedenen Eiweißkörpern in ihren natürlichen Beziehungen durch die Anwesenheit einer streng bestimmten Menge von Salzen bedingt ist.

Wenn ein Blutkörperchen mit Wasser zusammentrifft, fällt Globulin aus, die chemische Zusammensetzung des Blutkörperchens wird dadurch gestört, es zerfällt (hämolysiert). Da der Globulingehalt der Blutkörperchen äußerst gering ist, und da in demselben Salze enthalten sind, so ist diese Erscheinung im Verlauf der Hämolyse fast unsichtbar. Dennoch läßt sich bei der Wasserhämolyse von gründlich mit Zuckerlösung gewaschenen Blutkörperchen (bei großer Flüssigkeitsmenge) ein deutlicher Globulinniederschlag nachweisen. Wir werden weiter sehen, daß bei der Alkoholhämolyse sich vor allen Dingen der Globulinaustritt aus den Blutkörperchen bemerkbar macht. Die genannten Versuche vermögen, den bisher unaufgeklärten Beobachtungen von Gryns eine Deutung zu geben. Gryns hat nämlich gefunden, daß Blutkörperchen in isotonischer Harnstofflösung augenblicklich hämolysieren; wenn aber zu den in

[1]) Die Globulinausfällung kann genauer festgestellt werden bei vorsichtiger Überschichtung des Eierklars mit der Lösung, indem wir an der Grenze einen Ring entstehen sehen.

physiologischer NaCl-Lösung suspendierten Blutkörperchen Harnstoff *in substantia* zugesetzt wird, dann kann seine Konzentration sogar 10% erreichen, ohne irgend eine Spur von Hämolyse auszulösen. Den Versuch von Gryns vermag die osmotische Theorie nicht zu erklären, wohl aber ist der Schlüssel im Verhalten der Globuline in bezug auf Harnstoff zu finden; tatsächlich erzeugt die Harnstofflösung, zum Eiweiß zugesetzt, eine sofortige Ausscheidung von Globulinen. Wird aber fester Harnstoff zur Eiweißsuspension in physiologischer NaCl-Lösung zugesetzt, dann fallen die Globuline gar nicht aus und die Suspension bewahrt ihre Durchsichtigkeit.

Als hämolytische Faktoren betrachtet man gewöhnlich die elektrischen Entladungen, das Einfrieren und Erhitzen (bis 59°) der Blutkörperchen. Dieselben Faktoren führen auch in einer Suspension von Eiereiweiß die Entstehung von kleinen Flöckchen herbei. Es sei gleich bemerkt, daß sich die elektrischen Entladungsversuche am besten in kleinen Eprouvetten anstellen lassen, welche mittels eines in der Mitte angebrachten horizontalen Röhrchens miteinander verbunden sind. Die beiden Eprouvetten werden bis über das Querstückniveau mit Eierklar gefüllt, welches vorsichtig mit physiologischer NaCl-Lösung überschichtet wird; bereits nach 10 Minuten langer Wirkung eines Induktoriums (von 1 cm Funkenlänge) sehen wir weiße Flöckchen in den oberen Partieen der unteren Schicht auftreten. In den Gefrierversuchen muß die Kältewirkung wenigstens dreimal wiederholt werden.

Ähnlich wie die genannten rein physikalischen Faktoren wirkt Alkohol und Azeton. Wenn wir z. B. 10 ccm einer 2%-igen Blutkörperchenaufschwemmung vorsichtig mit $1^1/_2$ ccm Alcohol abs. überschichten, indem wir vorsichtig die Vermischung der beiden Flüssigkeiten vermeiden, so sehen wir aus den Blutkörperchen einen weißen Niederschlag in der Gestalt eines Ringes austreten, unter welchem sich nach und nach eine rote Flüssigkeit ansammelt (Hämolyse); über dem Ring befindet sich der durchsichtige Alkohol, und endlich die tiefste Schicht in der Eprouvette besteht aus intakt gebliebenen Blutkörperchen. Bei vorsichtigem Schütteln der Eprouvette nimmt die Stärke des weißen Ringes, sowie der durchsichtigen roten Zone zu. Wenn wir so weiter vorgehen, können wir schließlich eine beträchtliche Stärke des weißen Ringes erreichen, bis es schließlich nach endgültiger Durchmischung zur kompletten Hämolyse kommt und der weiße Niederschlag nach und nach auf

den Boden der Eprouvette fällt. Wenn wir aber den Versuch in der Weise anstellen, daß wir sofort nach Zusatz von Alkohol den ganzen Inhalt der Eprouvette kräftig durchmischen, dann werden wir lediglich eine komplette Hämolyse (ohne Niederschlagbildung) erzielen.

Ein ganz ähnliches Verhalten in bezug auf Alkohol weist die Eierklarsuspension auf.

Wir gehen nun zu solchen hämolytischen Verbindungen über, welche mit Eiweiß leicht lösliche Verbindungen bilden; es gehören hieher die Basen und die Säuren. Es ist leicht einzusehen, daß, wenn ein Bestandteil des Blutkörperchens eine Verbindung mit einer Base oder Säure eingeht (Azidalbuminate und Alkalialbuminate), das Blutkörperchen als Ganzes eine Schädigung erleidet und zerfällt, was wir als Hämolyse wahrzunehmen pflegen.

Zu den stark mit Eiweiß reagierenden Stoffen gehören bekanntlich die Salze der Schwermetalle, welche gleichzeitig intensiv hämolytisch wirken.

Es ergibt sich, daß gewisse Salze ausschließlich hämolytisch wirken ($Hg(CN)_2$, HgJ_2), andere in schwachen Konzentrationen hämolysieren und in starken agglutinieren ($AgNO_3$, $HgCl_2$, $PtCl_4$, $AuCl_3$), noch andere endlich ausschließlich agglutinieren ($Cu(NO_3)_2$, $ZnCl_2$). Diese Mannigfaltigkeit in der Wirkung der Salze der Schwermetalle läßt sich von unserem Standpunkte leicht erklären. Wir stellen ähnlich wie oben mit Eiweiß und Blutkörperchensuspension gleichzeitig zwei parallele Versuchsreihen an.

Wenn wir irgendwelche Eiweißsuspension (Serum, Eierklar, Albumin) vorsichtig mit $HgCl_2$ oder $AgNO_3$ überschichten, dann sehen wir einen ringförmigen Niederschlag entstehen, welcher nach der Durchmischung verschwindet; wird $HgCl_2$ in größerer Menge zugefügt, dann löst sich der Niederschlag nicht mehr auf. Es genügt aber, denselben Eiweißniederschlag im Überschuß zuzufügen, um den Niederschlag aufzulösen. Ähnlich verhalten sich sämtliche Eiweiß fällende Mittel. Bei Durchsicht der Literatur habe ich diese Erscheinung bereits von gewissen Autoren: Tappeiner[1]), Robertson[2]) u. a. beschrieben gefunden. Bei der Prüfung der Wirkung

[1]) Pharmakolgie, S. 37, 1901.

[2]) Über die Verbindungen der Proteine mit anorganischen Substanzen. Ergebnisse der Physiologie, 1910, S. 291.

der von $HgCl_2$, $AgNO_3$ u. s. w. auf rote Blutkörperchen können wir eine vollständige Analogie mit den eingangs beobachteten Erscheinungen konstatieren.

Wenn wir dieselbe Menge von $HgCl_2$, $AgNO_3$ u. s. w. zufügen, welche mit Eiweiß einen im Eiweißüberschuß löslichen Niederschlag bildet, werden wir Hämolyse erzeugen. $HgCl_2$, in der Eiweiß vollständig fällenden Menge zugefügt, agglutiniert die roten Blutkörperchen. Daraus ist zu schließen, daß im ersten Fall $HgCl_2$, einen Niederschlag auf der Oberfläche der Blutkörperchen bildet, welcher sich im Überschuß von demselben (in den Blutkörperchen vorhandenen) Eiweiß auflöst. Im zweiten Fall wird die Gesamtmenge von Eiweiß ausgefällt, von einer Auflösung kann keine Rede sein, und es tritt Agglutination auf. Es ist zu bemerken, daß sogar die bereits z. B. mit $HgCl_2$ agglutinierten Blutkörperchen hämolysiert werden können, wenn nach Abpipettierung der Lösung neue Blutkörperchen zugesetzt werden.

Es ergibt sich weiter aus den genannten Versuchen, daß so schwer lösliche Salze, wie $Hg(CN)_2$ und HgJ_2 nur minimal eiweißfällend und demnach ausschließlich hämolytisch wirken können. Äußerst charakteristisch ist die Wirkung der letzten Gruppe der Salze der Schwermetalle, welche ausschließlich agglutinieren (Cu, Zn); sie bilden mit Eiweiß einen im Überschuß von Eiweiß löslichen Niederschlag und sie sollten demnach nach unserer Theorie hämolytisch wirken. Diese Salze haben aber neben der Eigenschaft, das Eiweiß zu fällen noch die Eigentümlichkeit, Hämoglobin zu präzipitieren [1]. ($HgCl_2$, Ag-, Au- und Pt-Salze fällen das Hämoglobin nicht aus). Die Hämoglobinniederschläge lösen sich aber im Überschuß von Hämoglobin nicht auf und somit fehlt die Hämolyse. Man kann auf Grund dessen voraussagen, daß die sogenannten Alkaloidfällungsmittel der Eiweißkörper (Phosphorowolframsäure, Gerbsäure, Phosphoromolybdänsäure u. s. w.) hämolytisch unwirksam sind, da sie sämtlich Hämoglobin fällen; sie dürften dagegen sehr stark agglutinierend auf Blutkörperchen wirken.

Bis jetzt haben wir uns mit der Hämolyse und Agglutination mittels definierter chemischer Verbindungen beschäftigt. Wir müssen noch die Hämolysine in den Kreis unserer Betrachtungen vom Standpunkte unserer Theorie einbeziehen.

[1] Fränkel, Deskriptive Biochemie, S. 406.

Als wir in Gemeinschaft mit Herrn Gieszczykiewicz[1]) die quantitativen Verhältnisse bei der Wirkung von hämolytischen Amboceptoren (inaktiviertes Serum eines mit Rindererythrocyten immunisierten Kaninchens) einer exakten Analyse unterwarfen, konnten wir feststellen, daß alle Amboceptoren agglutinierend wirken; sie müßten also nach unserer Theorie: 1) Niederschläge mit Blutkörperchenbestandteilen geben, 2) diese Niederschläge dürften sich im Überschuß der gefällten Substanz nicht auflösen, wohl aber im zugefügten Komplement.

Um uns zu überzeugen, ob es wirklich so ist, haben wir die folgende Versuchsreihe angestellt. In ein Röhrchen von 3 mm Durchmesser wurden 0·5 ccm Amboceptor (750 Einheiten) eingeschüttet und vorsichtig mit 0·5 ccm von mit Wasser hämolysierten Blutkörperchen überschichtet (1 ccm Blutkörperchen + 9 ccm Wasser), so daß sich zwei Schichten bildeten, die untere aus dem Amboceptorserum, die obere aus der hämolysierten Flüssigkeit bestehend. Nach einer Stunde bildete sich an der Grenze der beiden Schichten ein deutlicher Niederschlag. Er wurde mittels Zentrifuge am Boden desselben Röhrchens gesammelt und mit physiologischer NaCl-Lösung gewaschen; im Überschuß von hämolysierten Blutkörperchen löste er sich nicht auf. Dieses Experiment hat unsere Betrachtungsweise der Amboceptorwirkung im Sinne einer ausschließlichen Agglutination bestätigt.

Da der Amboceptor mit Komplement zusammen hämolytisch wirkt, so müßte man prüfen, ob sich der durch die Amboceptorwirkung verursachte Niederschlag im Komplement auflösen kann. Der in der bereits genannten Weise erhaltene Niederschlag wurde nun der Einwirkung des Komplements unterworfen; entsprechend unseren Hoffnungen hat sich der Niederschlag teilweise aufgelöst. Wir wollen aber gleich bemerken, daß ungefähr die Hälfte der Niederschläge im Komplement unaufgelöst geblieben ist[2]).

Die teilweise Auflösung des Niederschlages im Komplement erklärt uns ohne jede Hilfshypothese die Wirkungsweise der hämolytischen Sera.

[1]) Verh. der Polnischen Naturforscher u. Ärzte, 1911.

[2]) Eine eingehende Untersuchung der genannten Niederschläge ist im Gange. Die Niederschläge sind untereinander nicht gleich; wir haben mit einer Reihe von Fällungsprodukten zu tun. Die Fällung vom Amboceptor mit dem Hämoglobin verhält sich ganz anders als die Fällung mit Eiweißkörpern.

Was geschieht aber mit dem ungelösten Teil des Niederschlages? In den gewöhnlichen hämolytischen Versuchen (1 Komplement-Einheit und 1 Amboceptor-Einheit) treten diese Niederschläge so spärlich auf, daß sie sich nicht bemerkbar machen; aber bei größeren Amboceptormengen (z. B. 100 Einheiten) sehen wir, daß die hämolysierte Flüssigkeit nicht klar und durchsichtig, sondern etwas trüb ist. Wir sehen also dieselben unlöslichen Niederschläge sowohl im hämolytischen wie im Präzipitationsversuch (Amboceptor + hämolysierte Flüssigkeit) auftreten.

Wenn wir zum hämolytischen Versuch einen großen Amboceptorüberschuß verwenden, bekommen wir eine Hemmung der Hämolyse. Die Hemmung der Hämolyse unter dem Einfluß vom Überschuß des Amboceptors oder die sogenannte Neisser-Wechsberg'sche Komplementablenkung suchten wir seinerzeit in Gemeinschaft mit Herrn Gieszczykiewicz[1]) im Sinne einer Agglutination der Blutkörperchen zu erklären. Diese Untersuchungen haben das Bestehen eines Zusammenhanges zwischen der Hemmung der Hämolyse und der Agglutination erwiesen, ohne aber einstweilen das Wesen der Hemmung zu erklären. Vom Standpunkte der chemischen Theorie ist die Hemmung der Hämolyse nicht nur leicht zu erklären, sondern sie ist sogar die logische Konsequenz der bereits auseinandergesetzten Tatsachen.

Wir haben bereits gesehen, daß dem Komplement die Rolle des Lösungsmittels, dem Amboceptor diejenige des Fällungsmittels zukommt. Es ist also leicht zu begreifen, daß bei Verwendung einer übermäßigen Amboceptormenge auf der Oberfläche der Blutkörperchen ein so reichlicher Niederschlag entsteht, daß die normale Komplementmenge nicht einmal zur Auflösung eines geringen Bruchteiles ausreichen kann, so daß die komplette Hämolyse ausbleiben muß.

Als eine weitere Konsequenz unserer Betrachtungsweise ist eine Zunahme der Hämolyse (nach vorausgegangener Hemmung) bei einer Steigerung der Komplementmenge zu erwarten. Der folgende Versuch zeigt, daß es tatsächlich so ist. Wenn wir zu 1 ccm einer 5%-igen Blutkörperchenemulsion 1400 Amboceptoreinheiten zusetzen und nach Ablauf einer Stunde die Blutkörperchen durch Zentrifu-

[1]) J. D.-Borkowski u. M. Gieszczykiewicz. Über Neisser-Wechsberg'sche Komplementablenkung. Bullet. de l'Acad. des Sc. de Cracovie 1910, S. 746.

gieren auf den Boden des Röhrchens ausschleudern, die Flüssigkeit abheben, 0·1 ccm Komplement und physiologische Kochsalzlösung bis zur Auffüllung auf 3 ccm zusetzen, dann bekommen wir nur Spuren von Hämolyse (10% nach 2 Stunden, Brutschrank von 37° C.). Wenn wir dann noch 0·3 ccm Komplement zusetzen, steigt die Hämolyse auf 60%; bei Zusatz von weiteren 0·4 ccm auf 80%. Zur kompletten Hämolyse kommt es gar nicht. Die Blutkörperchen waren hier vom Komplementzusatz sehr stark agglutiniert und hatten 550 Amboceptoreinheiten gebunden. Unsere Annahme, daß diejenigen Stoffe, welche agglutinierte Blutkörperchen zu hämolysieren vermögen, gleichzeitig die Fähigkeit besitzen müssen, die dabei entstehenden Niederschläge (agglutinierend wirkender Stoff + Blutkörperchen) aufzulösen, wird bestätigt durch die folgende überaus charakteristische Tatsache. Bekanntlich haben wir in $HgCl_2$ das einzige Eiweißfällungsmittel, dessen Niederschläge sich in der NaCl-Lösung auflösen; in vollständigem Einklang damit lösen sich die mit $HgCl_2$ agglutinierten Blutkörperchen nicht in Säuren, Wasser und Zuckerlösungen, wohl aber in Kochsalz und im eigenen Serum auf[1]). Es scheint uns somit, daß die von uns gegebene Erklärung der Hemmung der Hämolyse, die übrigens nur eine Konsequenz unserer ganzen Theorie bildet, nicht nur viel einfacher als die komplizierten Hypothesen von Ehrlich und Neisser-Wechsberg[2]), sondern auch viel allgemeiner ist, indem sie mit der Gesamtheit der hämolytischen Prozesse in innigster Verbindung steht.

Wir wollen noch kurz die Präzipitinwirkung besprechen. Obwohl die Auseinandersetzung der Eigenschaften der Präzipitine über den Rahmen der vorliegenden Abhandlung hinausgeht, so steht sie doch insofern im Zusammenhange mit den uns hier beschäftigenden Frage, daß unsere chemische Theorie eine Agglutination der Blutkörperchen durch Präzipitine voraussetzen und postulieren muß. Ob es tatsächlich so ist, sollen erst künftige Experimente zeigen, für alle Fälle verlangt die genannte Konsequenz eine mit der ganzen Theorie und mit den bekannten experimentellen Tatsachen im Einklang stehende Erklärung der Hemmung der Präzipitation zu geben.

[1]) Hämolyse durch Hg-Salze, a. a. O. und Sachs, Gesammelte Arbeiten zur Immunitätsforschung, S. 237.

[2]) Die verschiedene Affinität des Komplementes zum ungebundenen und zum an Blutkörperchen gebundenen Amboceptor betreffend.

Wir wissen, daß ein Präzipitin, welches Eiweiß in einer Verdünnung von 1:100 fällt, keinen Niederschlag mit demselben auf 1:10 verdünnten Stoff gibt; wir haben hier mit einer Hemmung der Präzipitation zu tun. Diese von Halban und Landsteiner[1]) zuerst beobachtete Erscheinung haben später Eisenberg[2]) und andere bestätigen können. Alle haben diese Tatsachen übereinstimmend in dem Sinne erklärt, daß der sich bildende Niederschlag im Überschuß von Eiweiß aufgelöst wird. Eisenberg hat außerdem noch gefunden, daß das präzipitierende Serum, auf 72° erhitzt, nicht nur die präzipitierende Eigenschaft verliert, sondern noch einen deutlichen hemmenden Einfluß auf das aktive präzipitierende Serum ausübt. Diese hemmende Wirkung erklärt Eisenberg folgendermaßen: „Die Affinität der hemmenden Substanz zur präzipitablen ist größer als diejenige des Präzipitins. Am Präzipitin ist folglich eine labilere präzipitierende und eine stabilere haptophore Gruppe zu unterscheiden".

Wir sehen also, daß Eisenberg in einer differenten Weise die Hemmung durch Eiweißüberschuß als die Hemmung durch inaktiviertes Serum erklärt. Die Erklärung der Präzipitationshemmung durch Eiweißüberschuß bestätigt vollauf die Richtigkeit unseres Prinzips. Indessen sollen sich im zweiten Fall (Hemmung durch Serum) nach unserer Ansicht die Präzipitinniederschläge im inaktivierten Serum auflösen. Da keiner der Autoren von Experimenten in dieser Richtung berichtet, sind bereits diesbezügliche Untersuchungen im Gange.

Zum Schluß möchte ich noch hinzufügen, daß zwar in der Mehrzahl der Fälle die Erscheinungen der Agglutination und Hämolyse durch den Eiweiß- und Hämoglobinchemismus bedingt sind, daß sie aber in gewissen Fällen ausschließlich mit den Eigenschaften von anderen Bestandteilen des Blutes, wie z. B. des Lecithins im Zusammenhange stehen. Als Beispiel möchte ich die Rizinwirkung nennen, welche ausschließlich agglutinierend ist.

Rizin gibt eine Fällung mit wasserhämolysierten Blutkörperchen, was uns überhaupt die agglutinierende Wirkung des Rizins erklärt. Da aber das Rizin keine Fällung, und zwar weder mit Eiweiß noch mit Hämoglobin, wohl aber mit (in Kochsalz suspendiertem) Lecithin in Gestalt von flockigem Niederschlag gibt, so unterliegt es

[1]) Münch. med. Wochenschr. 1902.

[2]) Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie 1902. S, 289.

keinem Zweifel, daß die Fällung im wasserhämolysierten Niederschlag und somit auch die Agglutination selbst in diesem Fall auf den Gehalt der Blutkörperchen an Lecithin zurückzuführen ist.

Indem wir nun in einem allgemeinen Überblick die verwickelten Erscheinungen der Hämolyse und Hämagglutination zusammenfassen, gelangen wir zur Aufstellung folgender Sätze:

1. Diejenigen physikalischen Faktoren, welche das gleichzeitige Bestehen von verschiedenen Eiweißkörpern nebeneinander unter Beibehaltung der natürlichen Beziehungen unmöglich machen, üben hämolytische Wirkung aus. (Wasser, Wärme, elektrische Entladungen, Alkohol u. s. w.).

2. Stoffe, welche mit irgendwelchen Bestandteilen der Blutkörperchen lösliche Verbindungen eingehen, müssen hämolytisch wirksam sein (typisch für Säuren und Basen).

3. Eiweißfällende Mittel, welche sich im überschüssigen Eiweiß auflösende Niederschläge erzeugen, müssen in schwachen Konzentrationen hämolytisch, in stärkeren agglutinierend wirken.

4. Hämoglobin fällende Mittel wirken ausschließlich agglutinierend; Hämolyse kann dabei unmöglich vorkommen.

5. Der Wirkungsmechanismus der hämolytischen Sera besteht darin, daß der Amboceptor fällend, das Komplement den Niederschlag auflösend wirkt.

Zum Schluß möchte ich Herrn Univ.-Prof. Cybulski für das lebhafte Interesse und sein stetiges Entgegenkommen, welches er bei der Ausführung dieser Untersuchungen bewiesen, auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank aussprechen.

O chromoplastach w organach wegetatywnych. — Über Chromoplasten in vegetativen Organen.

Mémoire

de M. ***W. ROTHERT*** m. c.,

présenté dans la séance du 4 Mars 1912.

Einleitung.

Unsere Kenntnis der Chromoplasten basiert fast ausschließlich auf den klassischen Untersuchungen Schimper's von 1885 (8 des Literaturverzeichnisses)[1]. Nach diesem Autor kommen Chromoplasten in den männlichen Sexualorganen einiger Algen und Moose vor, bei den Phanerogamen sind sie in den Blüten und Früchten sehr verbreitet, deren gelbe und orange Farben meist, die roten zuweilen durch sie bedingt werden. Das Vorkommen von Chromoplasten in anderen Organen bezeichnet Schimper (S. 57) als Ausnahmefälle; abgesehen von einigen wenigen chlorophyllfreien Saprophyten und Parasiten und von der vorübergehenden Umwandlung der Chloroplasten in Chromoplasten bei der winterlichen lokalen Verfärbung einiger Koniferen, weiß er nur zwei derartige Fälle zu nennen, nämlich 1) die orangerote Wurzel der Kulturform von *Daucus Carota*, 2) die fleischroten fertilen Sprosse von *Equisetum arvense* (S. 49, 108); dieses Objekt ist zugleich der einzige ihm bekannte Fall von Chromoplasten bei den Pteridophyten. Mehr ist, soviel ich weiß, auch heute über das Vorkommen von Chromoplasten in normalen vegetativen Organen nicht bekannt[2].

[1]) Auf die frühere, bei Schimper berücksichtigte Literatur brauche ich hier nicht einzugehen.

[2]) Erst als meine Untersuchungen abgeschlossen und größtenteils niedergeschrieben waren, wurde ich auf zwei Arbeiten aufmerksam, welche die Zahl der bekannten Fälle vermehren. Molisch (7) beobachtete rote Chromoplasten in Blättern von *Aloë*- und *Selaginella*-Arten, und Gentner (3) ebenfalls bei *Sela-*

Mir waren indeß schon vor vielen Jahren zwei weitere Fälle von Chromoplasten in vegetativen Organen bekannt geworden, nämlich rote Chromoplasten im Stengel einer *Selaginella* (als *S. arborea* bezeichnet) und gelbe im Blattstiel einer Palme (als *Areca Baueri* bezeichnet) welche im Gewächshaus des Botanischen Laboratoriums in Kasan kultiviert wurden. An diese Beobachtungen wurde ich erinnert, als ich am Beginn meines Aufenthaltes auf Java (im Jahre 1909) in Tjibodas eine Orchidee mit schön orange gefärbten Knollen bemerkte, welche ebenfalls Chromoplasten enthielten. Ich begann nach solchen Objekten zu suchen, und da der Erfolg meine Erwartungen überstieg und die genauere Untersuchung manche interessante Beobachtungen ergab, gestaltete sich das Studium der „vegetativen" Chromoplasten zu meiner hauptsächlichen Aufgabe während meines Aufenthaltes in Buitenzorg. Es zeigte sich, daß Chromoplasten in vegetativen Organen, wenn auch relativ eine seltene Erscheinung, doch bei absolut recht zahlreichen Objekten aus allen Klassen der höheren Pflanzen vorkommen, wenigstens in den Tropen. Einige weitere ähnliche Objekte fand ich dann noch während meines Aufenthalts in Ceylon, ein Objekt in Ober-Ägypten und später noch eine Anzahl in den Gewächshäusern in Kew und in Krakau. Die Zahl der Spezies, bei denen ich Chromoplasten in vegetativen Organen gefunden habe, beträgt nahezu 200 aus 42 Familien und ich zweifle nicht, daß diese Zahl bei weiteren Nachforschungen sich noch erheblich würde vermehren lassen [1]).

Von der Untersuchung waren ausgeschlossen: 1) außer Blüten und Früchten im morphologischen Sinn auch alle Teile, welche biologisch zu jenen in solcher Beziehung stehen, daß sie zu dem „Schauapparat" gerechnet werden können, 2) gelbblättrige, gelbscheckige und gelbstreifige Gartenformen von normal grünen Pflanzen, 3) die dem Absterben vorausgehende Verfärbung („Altersver-

ginella-Arten. Ich werde beide Arbeiten an den geeigneten Stellen dieser Mitteilung in Anmerkungen berücksichtigen.

[1]) Ich habe ferner nachträglich Chromoplasten in vegetativen Organen auch bei mehreren Pflanzen gefunden, welche in Mittel- und Nordeuropa wild wachsen oder im Freien kultiviert werden; die Untersuchungen darüber sind aber noch nicht abgeschlossen und sollen später mitgeteilt werden. Die vorliegende Arbeit behandelt nur Pflanzen, die aus den Tropen oder wenigstens aus der wärmeren Region der gemäßigten Zone stammen.

gilbung") vegetativer Organe, sowie alles, was im Verdacht stand, in diese Kategorie zu gehören, 4) die Moose und niederen Kryptogamen, obwohl sich unter ihnen ebenfalls Objekte mit Chromoplasten in vegetativen Organen finden dürften, z. B. die roten Chroolepidaceen.

Die Arbeit gliedert sich in einen Allgemeinen Teil, welcher eine zusammenfassende Darstellung meiner Beobachtungen bringt, und einen Speziellen Teil, in welchem die untersuchten Objekte in systematischer Reihenfolge beschrieben werden. In Anbetracht der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Verhältnisse im einzelnen, sowie des Umstandes, daß viele meiner Objekte schwer zugänglich sind und kaum je wieder unter das Mikroskop kommen dürften, hielt ich es für angezeigt, die Mehrzahl derselben einzeln zu beschreiben, die flüchtiger untersuchten oder nichts Besonderes bietenden möglichst kurz, manche aber ziemlich eingehend; nur wo ich aus einer Gattung oder einer Familie zahlreiche Objekte untersuchte, beschreibe ich nur eine Auswahl derselben. Diese dokumentarische Festlegung der beobachteten Tatsachen, welche dem Allgemeinen Teil zugrunde liegen, wie etwa die Tabellen in physiologischen Arbeiten, ist nicht dazu bestimmt, von A bis Z gelesen zu werden; dem Leser, den die Sache nicht gerade ganz speziell interessiert, empfehle ich, seine Aufmerksamkeit nur einer Auswahl von denjenigen Objekten, welche ausführlicher beschrieben sind, zu widmen, etwa einigen von den folgenden (in Klammern stehen die Nummern des Speziellen Teiles): *Botrychium* (1), *Marsilia spec.* (2), *Selaginella laevigata* und *fimbriata* (7, 8), *Encephalartos* (15), *Gnetum funiculare* (24), *Bambusa nana* (30), *Cocos* (32) oder eine andere Palme, *Lycaste* (50), *Grammatophyllum* (55), *Vanilla Walkeriae* (60), *Rhynchostylis* (62), *Ficus* (68), *Viscum* (69), *Cassytha* (74), *Brexia serrata* (76), *Xanthophyllum* (85), *Croton* (86), *Gonocaryum* (88), *Fagraea litoralis* und *monantha* (91, 92), *Heligme* (95), *Dischidia Rafflesiana* und *Gaudichaudii* (97, 98), *Hoya lacunosa* (99). Diese Auswahl ist so getroffen, daß sie eine gute Vorstellung von den bestehenden Verhältnissen und ihrer großen Mannigfaltigkeit gibt.

Ich bedauere lebhaft, diese Arbeit nicht durch farbige Zeichnungen illustrieren zu können. Die Struktur der Chromoplasten ist freilich so einfach, daß sie auch ohne Abbildungen verständlich ist, und allenfalls genügt eine Verweisung auf Schimper's Figuren von Chromoplasten mit amorphen Farbstoffeinschlüssen (Taf. III,

Fig. 24—27, 42), welche, bis auf die z. T. komplizierte Gestalt, manchen der von mir zu besprechenden Chromoplasten ganz ähnlich sind. Wichtiger wäre es gewesen, die Verteilung der Chromoplasten im Querschnitt einiger Objekte darzustellen, und gerne hätte ich auch einige meiner charakteristischen Objekte in natürlicher Größe und Farbe reproduziert. Doch konnte ich mich bei der beschränkten Zeit in Buitenzorg unmöglich mit der Anfertigung umständlicher mikroskopischer Zeichnungen aufhalten, das Malen aber ist nicht jedermanns Sache, und es gab leider zu meiner Zeit im Buitenzorger Garten niemanden, der dazu berufen wäre.

Ich muß hier noch vorgreifend erwähnen, daß die Chromoplasten auch Chlorophyll enthalten können. „Reine" Chromoplasten führen Tröpfchen („Grana") in einem völlig farblosen plasmatischen Stroma; oft erweist sich aber das Stroma bei genauer Untersuchung als blaßgrünlich gefärbt, und nicht selten ist es auch ganz deutlich grün, so daß die Plastiden die Charaktere von Chromoplasten und Chloroplasten gleichzeitig aufweisen oder selbst sich mehr den letzteren nähern. Solche Mischgebilde werde ich im Gegensatz zu den eigentlichen Chromoplasten als I n t e r m e d i ä r p l a s t i d e n bezeichnen. Sie kommen häufig in denselben Organen neben eigentlichen Chromoplasten vor, oft aber auch allein, und es werden Fälle der letzteren Art in der vorliegenden Arbeit ebenfalls berücksichtigt. Der Kürze halber werde ich vielfach, wo es auf die Unterscheidung nicht ankommt, unter dem Namen Chromoplasten (im weiteren Sinn) die eigentlichen Chromoplasten und diese Intermediärplastiden zusammenfassen, also alle Plastiden, welche farbige (nicht grüne) Grana enthalten; und zwar werde ich darunter, wo nicht das Gegenteil gesagt ist, immer nur „vegetative" Chromoplasten verstehen.

ALLGEMEINER TEIL.

I. Verbreitung im System.

Die 42 Familien, denen die untersuchten Pflanzen angehören, verteilen sich ziemlich gleichmäßig auf alle Klassen der Gefäßpflanzen. Von den größeren natürlichen Gruppen habe ich nur bei den eigentlichen Farnen vergeblich nach Chromoplasten gesucht. Unter den Dikotylen kommen sie wohl relativ seltener vor als unter den Gefäßkryptogamen, Gymnospermen und Monokotylen,

sind aber immerhin bei zirka 40 Arten aus 25 Familien konstatiert worden.

Es gibt einige größere Familien (*Orchidaceae, Palmae*) und Unterfamilien (*Bambuseae*), in denen „vegetative" Chromoplasten verhältnismäßig häufig sind, und ebenso einige größere Gattungen (*Selaginella, Macrozamia, Gnetum, Vanilla, Gonocaryum, Fagraea*), wo dieselben bei vielen oder gar der Mehrzahl der Spezies vorkommen (jedoch wohl nie bei allen Spezies, vielleicht mit Ausnahme von *Gnetum*). In der Regel findet man aber Chromoplasten nur bei einzelnen Gattungen innerhalb der Familie und bei einzelnen Spezies innerhalb der Gattung; so sind beispielsweise *Freycinetia spec.* (28) [1]), *Smilax oxyphylla* (42), *Ficus diversifolia* (68), *Hippocratea indica* (87) u. a. die einzigen unter vielen beobachteten Arten ihrer Gattung (und meist auch der Familie), bei denen ich Chromoplasten angetroffen habe. Die Verbreitung im System hat also einen sporadischen und sozusagen zufälligen Charakter.

Aber auch bei den Arten, wo ich Chromoplasten gefunden habe, braucht ihre Anwesenheit keineswegs konstant zu sein. Von einigen Pflanzen gibt es verschiedene Varietäten oder Rassen: „bunte" mit Chromoplasten in gewissen Organen und „grüne", bei denen sich an deren Stelle Chloroplasten befinden [2]). Sicher ist das bei *Cocos* (32), von der es Varietäten mit gelben Blattstielen (und zugleich gelbbraunen Früchten) und solche mit grünen Blattstielen (und Früchten) gibt. Dasselbe scheint bei der viel kultivierten *Bambusa vulgaris* der Fall zu sein, welche man bald mit gelben, bald mit gelb und grün gestreiften, bald mit ganz grünen Stämmen und Zweigen antrifft. Ich vermute, daß es auch von *Cassytha* (74) eine gelbstengelige und eine grünstengelige Varietät gibt. Um noch ein Beispiel anzuführen, werden von *Selaginella spec.* aus Deli (9) im

[1]) Die eingeklammerten Zahlen verweisen hier und im folgenden auf die Nummer, unter der die betr. Pflanze im Speziellen Teil beschrieben ist; wenn keine Zahl angegeben ist, so bedeutet das, daß die betr. Pflanze im Speziellen Teil nicht besprochen ist. Wo eine Gattung im Speziellen Teil nur durch eine Art vertreten ist, werde ich im folgenden der Kürze halber nur den Gattungsnamen nennen.

[2]) Solche Fälle lassen sich mit den durch Anthocyan rotfarbigen Varietäten von für gewöhnlich grünen Pflanzen (Blutbuche u. a.) vergleichen; wie denn überhaupt die Chromoplasten in Bezug auf ihre Verbreitung und die Bedingungen ihres Auftretens viel Analogie mit den Zellsaftpigmenten, insbesondere mit dem roten Anthocyan aufweisen und mit ihnen gewissermaßen vikariieren.

Buitenzorger Garten nebeneinander zwei sonst ganz gleiche Formen kultiviert, von denen die eine braunes, die andere rein grünes Laub hat.

Sehr häufig sind die Fälle, wo ein Objekt nur in der Jugend, oder umgekehrt nur im erwachsenen Zustand oder sogar erst in einem gewissen Alter Chromoplasten führt; dieser Einfluß des Entwicklungsstadiums wird in Kapitel VI näher besprochen, so daß sich hier die Anführung von Beispielen erübrigt. Dagegen seien hier noch Fälle erwähnt, wo nicht das Entwicklungsstadium des betr. Organs, sondern dasjenige des ganzen Individuums ausschlaggebend ist. Bei manchen Palmen sind verschiedene Teile des Blattes, insbesondere der Blattstiel, durch Chromoplasten gelb oder orange gefärbt, aber nur bei noch ziemlich jungen Exemplaren, während bei alten Pflanzen, die schon einen freien Stamm haben, das nicht mehr der Fall ist. Ein Pendant hierzu, aber in umgekehrtem Sinne, finden wir bei *Trichosanthes* (103), bei dem die Blattstiele in allgemeinen gelb, an den abweichend geformten Jugendblättern aber grün sind. Vielleicht gehört hierher auch *Alsomitra* (104), wo bei dem Exemplar im Buitenzorger Lianenquartier die Blatt- und Blättchenstiele und z. T. auch die Internodien an den Klettersprossen gelb, an den niederliegenden Sprossen hingegen (deren Blätter etwas abweichend gestaltet sind) grün sind, während bei einem großen, hochkletternden Exemplar in der *Canarium*-Allee alles grün ist.

Andererseits ist nicht selten die Ausbildung von Chromoplasten an eine hinreichend intensive Beleuchtung gebunden, so daß an beschatteten Exemplaren die Chromoplasten ganz fehlen und durch Chloroplasten vertreten sein können (meist handelt es sich freilich nur um quantitative Unterschiede). Dieser Lichteinfluß wird ebenfalls weiter unten noch erörtert werden.

Endlich kommen auch rein individuelle, von Alter und äußeren Bedingungen allem Anschein nach unabhängige Verschiedenheiten vor. So fand ich bei einem Exemplar von *Ficus diversifolia* im Walde von Tjibodas (68, *A*) alle Blätter unterseits durch Chromoplasten gelb gefärbt; bei einem zweiten, nur wenige km davon entfernt wachsenden Exemplar (68, *B*) war das nur bei gewissen Blättern und meist in geringerem Grade der Fall; bei zahlreichen Exemplaren endlich, die ich an anderen Orten in West-Java fand, war die Gelbfärbung der Blätter gar nicht oder nur andeutungsweise

vorhanden. *Psilotum triquetrum* ist in der Regel rein grün; aber das sub Nr. 6 beschriebene Exemplar hatte einen durch Chromoplasten gelblichen Stengel mit gelben Schuppenblättern. Bei *Dischidia albida* (96), an verschiedenen Stellen im Buitenzorger Garten zerstreut, ist je nach dem Exemplar der Stengel bald grauweiß (mit blassen Chloroplasten, deren Farbe durch einen Wachsüberzug maskiert wird), bald weißlichgelb mit gelben Chromoplasten.

In Anbetracht dieser vielseitigen Variabilität fragt es sich, ob es denn überhaupt Pflanzen gibt, bei denen die Anwesenheit von Chromoplasten in bestimmten vegetativen Organen eine konstante, für die Spezies charakteristische Erscheinung ist. Ich kann das freilich nicht mit voller Sicherheit behaupten, da ich nur wenige meiner Objekte in mehreren bis vielen Exemplaren und keines an genügend zahlreichen Orten zu sehen Gelegenheit hatte; ich halte es aber für sehr wahrscheinlich, daß obige Frage für viele Objekte zu bejahen ist. So sah ich z. B. *Cassia alata* (80) wiederholt wildwachsend auf Sumatra und Ceylon, und dann noch in Peradeniya kultiviert; überall hatte sie dieselbe gelbbraune Farbe der Blattgelenke usw. *Gonocaryum fuscum* (88), in mehreren Exemplaren verschiedenen Alters über den Buitenzorger Garten zerstreut und auch in Peradeniya gesehen, fiel überall durch seine leuchtend orangen Blattstiele auf. *Selaginella laevigata* (7) hatte sowohl im Urwalde bei Buitenzorg wie im Gewächshaus in Kew rote Stengel und stellenweise rote Blätter.

Was die Verteilung der Chromoplasten auf die biologischen Gruppen betrifft, so befinden sich unter meinen Objekten nur vier chlorophyllfreie Saprophyten (65—67, sämtlich Orchideen); alle übrigen sind „grüne" Pflanzen, und zwar zwei Parasiten (*Viscum*, 69, und *Cassytha*, 74), zahlreiche Epiphyten und Lianen, einige Wasserpflanzen (*Marsilia*-Arten, 2—4), Sukkulenten (*Aloineae*, 43—47, *Alsomitra*, 104), vorwiegend aber gewöhnliche, mesophytische und hygrophytische Bäume, Sträucher und Kräuter. — Was die geographische Herkunft anbetrifft, so stammen die untersuchten Pflanzen aus den wärmeren Ländern aller Erdteile, mit Ausnahme von Europa, welches nur bedingt durch *Marsilia quadrifolia* verteten ist.

II. Verbreitung in den Organen.

Der Fall, daß die ganze Pflanze, wenigstens in ihren oberirdischen Teilen, Chromoplasten enthält, ist begreiflicherweise selten.

Außer den chlorophyllfreien Saprophyten (65—67) und der gelben Form von *Cassytha* (74, hier mit Einschluß der Haustorien) sind nur die stärker gefärbten Exemplare resp. Formen einiger *Selaginella*-Arten zu nennen (8, 9), welche übrigens nicht ganz chlorophyllfrei sind. Bei allen übrigen Objekten sind es nur bestimmte Organe oder Teile von Organen, in denen sich Chromoplasten finden; diese Teile sind aber in den einzelnen Fällen außerordentlich verschieden, und man kann sagen, daß es keinen vegetativen Organteil gibt, welcher nicht Chromoplasten führen kann, sei es ausschließlich oder doch vorwiegend; dauernd oder vorübergehend. Nur in Bodenwurzeln, unterirdischen Knollen und Zwiebeln habe ich nicht nach Chromoplasten gesucht, obwohl der bekannte Fall von *Daucus Carota* lehrt, daß auch hier ihr Vorkommen möglich ist.

Im folgenden lasse ich die Organe, in denen ich Chromoplasten (im weiteren Sinne) beobachtet habe, Revue passieren, unter Anführung ausgewählter Beispiele; das Zeichen * bedeutet, daß bei der betr. Pflanze Chromoplasten nur in dem genannten Organ gefunden wurden.

A. Wurzeln.

Im Humus verborgene Wurzeln von Epiphyten: *Lycopodium* (5); **Hoya lacunosa* (99).

Luftwurzeln: viele epiphytische Orchideen, z. B. *Liparis* (51), **Coelogyne Rochussenii* (55), **Rhynchostylis* (62); *Dischidia Gaudichaudii* (98); **Hoya obovata* (100).

Haustorien: *Cassytha* (74).

Wurzelträger der meisten *Selaginella*-Arten; bei einer unbenannten, im Speziellen Teil nicht besprochenen Art *

B. Stengelorgane.

Unterirdisches Rhizom: *Selaginella amoena* (12).

Oberirdisch kriechende Stengel und Ausläufer: *Selaginella spec.* (13); *Dischidia Gaudichaudii* (98); mehrere Orchideen, z. B. *Coelogyne miniata* (53).

Blattlose Stengel von Parasiten: **Viscum* (69); *Cassytha* (74).

Stengelknollen: viele epiphytische Orchideen, z. B. **Pholidota articulata* (56), *Miltonia* (57).

Krautige Stengel: *Selaginella*-Arten, z. B. *S. laevigata* (7); *Lycopodium* (5), **Croton* (86); **Dischidia albida* (96).

Monokotylen-Stämme und -Zweige: *Bambusa*-Arten, z. B. *B. nana* (30); *Calamus*-Arten; **Pothos* (39); **Smilax* (42).

Jüngere (1—2-jährige) Triebe holziger Gymnospermen und Dikotylen: *Araucaria* (21); *Gnetum funiculare* (24); *Olax* (70); *Gonocaryum fuscum* (88); im jungen Zustande auch viele andere.

C. Blattorgane.

Lamina der Laubbläter in ganzer Ausdehnung (aber an ausgewachsenen Blättern meist nicht in der ganzen Dicke): *Lycopodium* (5); viele *Selaginella*-Arten, besonders die braune Varietät von *S. spec.* (9); **Haworthia*-Arten (43); *Lycaste* (50); *Vanda* (61); **Ficus* (68); *Olax* (70). Nur in der Jugend noch bei manchen anderen, z. B. **Encephalartos* (15), *Gnetum*-Arten (24—27), *Freycinetia* (28), *Hippocratea* (87).

Rand der Lamina: *Marsilia spec.* (2); mehrere Palmen, z. B. *Stevensonia* (33); *Hyophorbe*-Arten; *Cassia alata* (80); *Fagraea litoralis* (91). Häufig ist ein schmaler Randstreif zwar nicht ausschließlich, aber stärker als die übrige Lamina gefärbt. Auch die Basis oder die Spitze der Lamina zeichnet sich manchmal durch bevorzugte oder alleinige Färbung aus, z. B. *Selaginella*-Arten (7 *e* z. T.), *Miltonia* (57).

Die Mittelrippe resp. die Hauptnerven der Lamina recht häufig, z. B. *Stevensonia* (33), *Coelogyne miniata* (53), **Pseudopanax* (90).

Metamorphosierte Blattspreiten: die zu Haken umgebildeten basalen Fiedern von *Desmoncus* (37); die Kannen von *Dischidia Rafflesiana* (97).

Blattstiel resp. Rhachis sehr häufig, z. B. *Botrychium* (1); *Agathis* (19); *Gnetum*-Arten (24—27, hier an erwachsenen Blättern öfter *); *Bambusa nana* (30); fast alle untersuchten Palmen, u. a. *Cocos* (32), **Latania Commersonii*; *Vanilla africana* (59); *Landolphia* (94); **Citharexylon* (101), nur im Basalteil.

Gelenke der Blätter und Blättchen: *Marsilia*-Arten (2—4); **Actoplanes* (49); *Disciphania* (71); **Cassia obovata* (81); *Guajacum* (83).

Schwellpolster der Fiedern: **Macrozamia*-Arten (17); **Stangeria* (18); alle untersuchten Fiederpalmen, z. B. *Cocos* (32).

Stacheln und die dieselben tragenden Schwielen am Blattstiel, Rhachis und Flagellum bei den Kletterpalmen: *Calamus*-Arten, *Daemonorope* (38), *Desmoncus* (37).

Blattscheide: *Bambuseae*, z. B. *Gigantochloa* (31); Palmen, z. B. *Raphia vinifera*; **Gasteria nigricans* (45); **Grammatophyllum* (55).

Nebenblätter: *Fagraea litoralis* (91).

Niederblätter: *Psilotum* (6); *Selaginella amoena* (12), hier am unterirdischen Rhizom; *Gnetum funiculare* (24); *Bambusa nana* (30); *Pholidota imbricata* (58); *Cassytha* (74); *Fagraea monantha* (92).

Die Verbreitung der Chromoplasten innerhalb des Individuums ist spezifisch außerordentlich verschieden. Sie kann eine ganze Reihe von verschiedenen Organen umfassen, oder sich nur auf wenige Organe erstrecken, oder endlich sich nur auf ein bestimmtes Organ oder gar einen bestimmten Teil eines Organs beschränken. Für den letzteren Fall bieten die mit * bezeichneten Objekte des obigen Verzeichnisses eine Reihe von Beispielen, denen ich hier noch die folgenden Fälle von ganz speziell lokalisiertem Vorkommen anreihe:

Flagellaria (41): nur die Rankenspitze des Blattes; *Zamioculcas* (40): nur die Blattachseln und die nächstangrenzende Partie der Oberseite der Blattstiele und des Stengels; *Acacia* (79): nur die gelenkartige Basis der Phyllodien—oberseits; *Passiflora* (89): nur kleine Höcker auf der Blattoberseite über den Nektarien.

Als Beispiele sehr ausgedehnter Verbreitung der Chromoplasten seien hingegen genannt:

Coelogyne miniata (58): der kriechende Stamm, die Knollen, Niederblätter, Blattstiele, Blattnerven, Luftwurzeln.

Fagraea monantha (92): Zweige, Niederblätter, Nebenblätter, Unterseite der Lamina und die Umgebung der Nektarien in der Lamina.

Wie sehr diese Verhältnisse selbst bei Arten einer Gattung variieren können, zeigt die Gegenüberstellung der am Eingang des Kapitels erwähnten *Selaginella*-Arten (8, 9), welche in allen oberirdischen Organen Chromoplasten führen, mit der in der Übersicht schon berücksichtigten *Selaginella spec.*, bei welcher nur die Wurzelträger blaßrötlich sind. Als Beispiele von weniger extremen, aber z. T. doch recht weitgehenden spezifischen Differenzen seien noch genannt: die Arten von *Marsilia* (2—4), *Gnetum* (24—27), *Brexia* (76—78), *Cassia* (80, 81), *Fagraea* (91—93).

Daß die individuellen Differenzen von starker Chromoplasten-Färbung bestimmter Organe bis zu völligem Mangel derselben gehen können, wurde bereits im vorigen Kapitel erwähnt. Hier, wo es sich um quantitative Differenzen in der Ausbreitung der Chromoplasten handelt, sei noch auf *Viscum* (69) aufmerksam gemacht, bei dem sich mehrere, auf einem und demselben Baum nebeneinander wachsende Exemplare recht verschieden verhielten: bei Exemplar *A* waren alle Internodien mit Ausnahme der basalen mehr oder weniger gelb, bei *B* nur stellenweise die obersten gelblich, bei *C* die oberen rein gelb und überdies ein Querring an der Grenze je zweier Internodien orange gefärbt.

Daß auch innerhalb eines Individuums bedeutende lokale Differenzen auftreten können, zeigt u. a. *Lycopodium* (5), wo die Blätter an gewissen Zweigen blaßgrün, an anderen oberseits gelb sind. Während in diesem Fall die Verschiedenheit gewissermaßen zufällig zu sein scheint, hängt sie bei anderen Objekten mit dem morphologischen Ort der Organe zusammen, und zwar in spezifisch verschiedener Weise. Während bei *Viscum* (69, *A*) die unteren Internodien grün, die übrigen in akropetal zunehmendem Grade gelb sind, sehen wir bei *Croton* (86) die rote Färbung der Internodien

aufwärts abnehmen und in den Endzweigen ganz schwinden. Bei *Brexia serrata* (76) sind an den aufrechten, aus der Stammbasis entspringenden Trieben (*A*) die Internodien und Blätter in großer Ausdehnung braun resp. rot gefärbt, während an den Zweigen der Baumkrone (*C*) die Färbung sich auf die Blattstiele beschränkt. Bei derselben Art sowie bei *Brexia americana* (77) fällt es ferner auf, daß die Blattstiele der morphologisch oberen Blätter der Kronentriebe allein oder doch stärker gefärbt sind als die der übrigen Blätter desselben Triebes. Dieselbe Bevorzugung der Stiele der morphologisch obersten Blätter der Triebe findet sich oft bei den *Gnetum*-Arten. Gerade umgekehrt verhält es sich bei *Dammara spec.* (20), wo die Stiele der basalen Blätter des Jahrestriebes stärker und in größerer Ausdehnung gerötet sind, als die der übrigen Blätter desselben Triebes.

Häufig sind die chromoplastenführenden Organe sehr auffallend, manchmal geradezu leuchtend gefärbt, meist in verschiedenen Tönen von gelb oder orange, seltener rot[1]), noch seltener gelbbraun. Als Beispiele sehr intensiver und reiner Färbungen seien genannt: die Schwellpolster der Fiedern einiger *Macrozamia*-Arten (17), die gefärbten Blattpartieen von *Stevensonia* (33), der Blattstielfortsatz und das Zentrum der Lamina von *Thrinax* (34, *b*), die Gelenke der *Cassia*-Arten (80, 81), der Blattstiel von *Gonocaryum* (88). In vielen anderen Fällen, wo die Chromoplasten weniger dominieren und ihre Farbe sich mit viel Grün kombiniert (worüber näheres in Kap. III und IV), kommen weniger auffallende Mischfärbungen zustande: grünlichgelb bis gelbgrün, braun in verschiedenen Tönen

[1]) Die in den Tropen sehr häufige rote Färbung verschiedener vegetativer Organe rührt in den weitaus meisten Fällen von rotem Zellsaft her, viel seltener von Chromoplasten. Bei einiger Erfahrung erkennt man schon an dem Ton der roten Farbe mit großer Wahrscheinlichkeit, welche von diesen beiden Färbungsursachen vorliegt: die purpurnen und die sich diesen nähernden Farbentöne sind nie durch Chromoplasten bedingt, während ziegelrote, mennigrote, fleischrote, braunrote Farben in der Regel von diesen herrühren, ebenso wie die gelben und orangen Färbungen. Auch diese Färbungen sind aber zuweilen nicht durch Chromoplasten, sondern durch andere Ursachen bedingt, unter denen gefärbte Membranen an erster Stelle zu nennen sind; solche Fälle sollen in den Anmerkungen des speziellen Teils erwähnt werden, soweit sie Pflanzen aus denselben Familien betreffen.

bis rotbraun. Manchmal ist nur ein leichter gelblicher, bräunlicher oder rötlicher Anflug vorhanden, der nur dem geübten Auge die Anwesenheit von Chromoplasten verrät; so z. B. in der Knolle von *Pholidota articulata* (56), den jüngeren Internodien von *Vanilla Walkeriae* (60, *a*), in den Blattstielen von *Roydsia* (75). Außer einem überwiegenden Chlorophyllgehalt können noch verschiedene andere Ursachen die äußere Färbung des Organs beeinflussen, indem sie die von den Chromoplasten herrührende Farbe abschwächen oder modifizieren; so z. B. Wachsüberzüge (*Encephalartos*, 15, *a*), Kristalle in den peripherischen Zellschichten (*Disciphania*, 71), Zellsaftpigmente (*Didymoplexis*, 66), gefärbte Membranen; unter Umständen tritt die Chromoplastenfarbe an Schnitten deutlicher und reiner hervor als am ganzen Organ. Manchmal kommt es zu einer vollständigen Maskierung der Chromoplastenfarbe durch einige der genannten Ursachen (bei Orchideen-Luftwurzeln oft auch durch das lufthaltige Velamen), am häufigsten durch roten Zellsaft, welcher oft nicht nur in denselben Organen, sondern auch in denselben Zellen mit Chromoplasten vorkommt und bei hinreichender Konzentration allein die äußere Färbung des Organs bestimmt, z. B. im Blattstiel von *Verschaffeltia* (36), in den schön gefärbten Blattscheiden der Zierpalme *Cyrtostachys Lakka*, in der Luftwurzel von *Vanda* (61).

Endlich kommt es auch vor, daß Chromoplasten zwar vorhanden sind, aber so zerstreut und klein, daß sie die Farbe des Organs nicht merklich beeinflussen; dieses erscheint daher makroskopisch farblos, wie die jungen Stengelteile von *Lycopodium* (5, *b*) und die Innenseite der Blattscheide von *Grammatophyllum* (55), oder rein grün, wie die meisten Organe von *Fagraea litoralis* (91) und die grünen Internodien von *Viscum* (69, *B*). Solche Fälle, ebenso wie diejenigen vollständiger Maskierung der Chromoplastenfarbe, können gewissermaßen nur zufällig entdeckt werden, und mögen viel häufiger sein, als ich sie beobachtet habe.

III. Verteilung auf die Gewebe.

Chromoplasten können in allen lebenden Zellen vorkommen, selbst die engen Elemente der Leitstränge und die dickwandigen Sklerenchymfasern nicht ausgenommen (obwohl sie in diesen spärlich und sehr winzig zu sein pflegen und daher leicht zu über-

sehen sind); und ich habe in der Tat bei manchen Objekten ihre Anwesenheit in der ganzen Masse des Organs und in seinen sämtlichen lebenden Geweben konstatiert, z. B. im Stengel von *Lycopodium* (5), in allen Organen von *Selaginella fimbriata* (8), im Blattstiel von *Cocos* (32), im Stengel von *Cassytha* (74). Bei solchen Objekten fehlen also sowohl Chloroplasten wie Leukoplasten gänzlich. Es gibt ferner Fälle, wo Chromoplasten zwar in den meisten Geweben vorhanden sind, aber doch mit gewissen Ausnahmen; so finden sich z. B. im Blattstiel von *Gonocaryum fuscum* (88) Chromoplasten überall mit Ausnahme des Holzkörpers, dessen Parenchym kleine Chloroplasten enthält. Wohl bei den meisten Objekten beschränkt sich aber die Anwesenheit der Chromoplasten nur auf bestimmte Gewebe, vor allem auf das Grundparenchym oder nur auf bestimmte Partieen desselben, während die übrigen Gewebe resp. Partieen Chloroplasten oder Leukoplasten enthalten.

Unabhängig davon, welche von den obigen Möglichkeiten zutrifft, können nun weiter die Chromoplasten in verschiedenen Partieen des Organquerschnitts sehr ungleich ausgebildet sein in Bezug auf ihre relative Menge, Größe, Intensität der Färbung und Reinheit (letzteres in Abhängigkeit von der Ab- oder Anwesenheit und der Menge von Chlorophyll im Stroma), so daß man gewöhnlich einen Ort der sozusagen maximalen Entwicklung der Chromoplasten im Querschnitt des Organs feststellen kann; es können aber auch mehrere solche Maxima vorhanden sein. In Bezug auf die Lage dieser Maxima, deren Intensität und den Grad der vorhandenen Differenzen u. s. w. herrscht nun wieder eine außerordentliche Mannigfaltigkeit je nach der Spezies und dem Organ, so daß sich darüber kaum etwas Allgemeines aussagen läßt.

In der Regel liegt das Maximum in den peripherischen Zellschichten des Parenchyms (von der Epidermis vorläufig abgesehen), oft deutlich in der subepidermalen Zellschicht; von hier aus nach innen nehmen die Chromoplasten mehr oder weniger rapid ab und sind in einem mehr oder weniger ausgedehnten inneren Gewebekomplex sehr viel schwächer entwickelt oder auch ganz abwesend. Das ist oft schon makroskopisch sichtbar in Form eines schmalen, intensiv gefärbten Streifens an der Peripherie des Querschnitts. Manchmal beschränken sich die Chromoplasten nur auf wenige peripherische Zellschichten, so daß, wenn man einen Flächenschnitt abträgt, dieser gefärbt erscheint, das bloßgelegte Gewebe aber

farblos resp. grün. An flächenförmigen Blattorganen finden sich die Chromoplasten oft nur an der Unterseite, sei es nun im ganzen Schwammparenchym, wie bei *Ficus* (68, *A*), oder häufiger nur in wenigen peripherischen Schichten, wie bei *Fagraea monantha* (92); doch können sich auch beide Blattseiten gleich verhalten, wie bei *Pholidota imbricata* (58), oder die Oberseite bevorzugt sein, wie bei erwachsenen Blättern von *Lycaste* (50, *b*).

Nicht selten kommt es jedoch auch vor, daß das Chromoplasten-Maximum nicht in der peripherischen, sondern in einer mittleren Zone oder selbst im zentralen Teil des Organs liegt. So enthalten im Blattstiel von *Gnetum Gnemon* (27), in Stamm und Luftwurzel von *Freycinetia* (28) die mittleren, im Blattstiel von *Cocos* (32) die mittleren und inneren Rindenschichten die größten und zahlreichsten Chromoplasten. Bei *Gnetum funiculare* (24) finden sich in jungen Internodien und Blattstielen braunrote Plastiden einerseits in den peripherischen Schichten der Rinde, andererseits im zentralen Teil (Mark resp. Xylemparenchym), während in der inneren Rinde die Plastiden grün sind. An der Oberseite des Blattstiels von *Gnetum spec.* (25) liegt das Chromoplasten-Maximum in der mittleren Rinde, die innere führt Chloroplasten, dagegen treten in der Stärkescheide wieder rote Chromoplasten auf. Im Stengel von *Selaginella fimbriata* (8) sind Chromoplasten zwar überall vorhanden, aber nur im Parenchym der Stele und den innersten Schichten der Rinde sind sie groß und zahlreich, so daß makroskopisch nur das Zentrum des Querschnitts deutlich rot erscheint. In der Lamina von *Brexia serrata* (76, *A*, *a*) finden sich die roten Chromoplasten nur in den inneren Mesophyllschichten.

Oft macht sich eine deutliche Beziehung der Chromoplasten zu den Leitsträngen bemerkbar, indem diese von einer Scheide aus einer oder mehr Zellschichten umgeben sind, deren Zellen reicher an Chromoplasten sind als das umliegende Gewebe. Aus diesem Grunde treten z. B. im peripherischen Teil der Knolle von *Coelogyne miniata* (58) die Leitstränge am Querschnitt schon makroskopisch als tief rote Punkte auf blaßrötlichem Grunde hervor; im jüngeren Laubblatt derselben Pflanze sind die Strangscheiden sogar der einzige Ort, wo sich Chromoplasten finden. Im Blatt von *Ficus* (68, *A*) scheint es auf den ersten Blick umgekehrt zu sein, indem unterseits die Nerven auf gelbem Grunde farblos erscheinen; in Wirklichkeit sind auch hier die Stränge von

einer chromoplastenführenden Scheide umgeben, und die Nerven erscheinen nur darum äußerlich farblos, weil diese Scheide von der unterseitigen Epidermis durch farblose Zellen mit großen Kristallen getrennt ist, welche die gelbe Farbe nicht durchscheinen lassen. Im Blat von *Olax* (70, *c*) haben die im grünen Mesophyll eingebetteten Stränge zwar keine solchen Scheiden, führen aber Chromoplasten im Strangparenchym selbst und in den Sklerenchymfasern.

Es fehlt aber auch nicht an Fällen gerade umgekehrter Art. So ist in den Blattgelenken von *Disciphania* (71) die nächste Umgebung der einzelnen Stränge der einzige Ort (außer der Epidermis), wo sich reine Chloroplasten befinden. Einen merkwürdigen Fall individueller Variation finden wir bei *Selaginella laevigata* (7): während in dem äußerlich grünen Stengel des einen Exemplars (*B*) nur die Umgebung der Stränge rotbraune Chromoplasten enthält, ist es in dem roten Stengel des gleichzeitig gesammelten Exemplars *A* eben diese Gewebepartie, welche allein Chloroplasten führt.

Als schönes Beispiel spezifisch ungleichen Verhaltens sei noch angeführt, daß bei *Selaginella proniflora* (10) das sog. Trabekulargewebe in der die Stele umgebenden Lakune die am stärksten rotgefärbten Chromoplasten im Stengel enthält, während im Stengel von *Sel. spec.* (11) dies die einzige Stelle ist, welche nicht Chromoplasten, sondern Chloroplasten führt, und bei *Sel. spec.* (13) am gleichen Ort sich Leukoplasten finden.

Die Epidermis ist bei ziemlich vielen Objekten frei von Chromoplasten, selbst wenn das Maximum dieser sich in der subepidermalen Schicht befindet. Als Beispiele seien genannt die Blätter von *Gasteria cheilophylla* (44) und *Pholidota imbricata* (58), die Blattmittelrippe von *Panax* (90), die Gelenke von *Disciphania* (71) und *Cassia alata* (80), die Stengel und Wurzeln von *Dischidia Gaudichaudii* (98). Häufiger aber kommt es vor, daß auch die Epidermis Chromoplasten führt; so bei *Lycopodium* (5), den *Selaginella*-Arten (7 ff.), *Gasteria nigricans* (45), den Knollen von *Pholidota articulata* (56), bei *Fagraea monantha* (92), und vielen anderen. Man beachte die aufgeführten Fälle verschiedenen Verhaltens von Arten derselben Gattung. Die saprophytische Orchidee *Galeola* (65) ist das einzige Objekt, wo ich die Chromoplasten auch in Haaren gefunden habe. *Bambusa spec.* (29) ist dadurch bemerkenswert, daß die Chromoplasten in den Langzellen und den Kurzzellen der Epi-

dermis sich in Farbe, Zahl und Anordnung verschieden verhalten; ja an der Schattenseite der Zweige finden sie sich nur in den Kurzzellen, und dieses Verhalten wurde an den Zweigen von *Bambusa nana* (30) überall beobachtet. Hieran seien die recht verbreiteten sonstigen Fälle angeschlossen, wo das Verhalten lokal verschieden ist. Im Blattstiel von *Trichosanthes* (103) führen die Epidermiszellen teils Chromoplasten, teils Leukoplasten, teils Übergangsgebilde zwischen beiden mit blassen Granis. Während bei diesem Objekt die Anordnung der Zellen mit verschiedenen Plastiden anscheinend regellos ist, treten bei *Zamioculcas* (40) Chromoplasten in der Epidermis nur an der Stelle der maximalen Färbung auf, nämlich in der Blattachsel; in den schwächer gefärbten, angrenzenden Partieen hingegen führt die Epidermis Leukoplasten. In einer ganzen Reihe anderer Fälle variiert das Verhalten je nach dem Organ. Bei *Botrychium* (1) sind Epidermis-Chromoplasten im Blattstiel vorhanden, in der Rhachis nicht; bei *Gnetum funiculare* (24) sind sie in den Internodien vorhanden, im Blattstiel und der jungen Lamina nicht; bei *Verschaffeltia* (36) im Blattrand vorhanden, im Blattstiel nicht; bei *Fagraea litoralis* (91) in den Stipeln vorhanden, in Internodien und Blattstielen nicht.

Wo Chromoplasten in der Epidermis vorhanden sind, pflegen sie meist viel kleiner und auch weniger zahlreich zu sein als in dem angrenzenden Parenchym. Doch fehlt es nicht an Objekten, wo sie hier ebenso zahlreich und groß sind wie dort, z. B. bei einer unbestimmten Bignoniacee (102); manchmal befindet sich sogar das Maximum in der Epidermis, so in den Knollen von *Pholidota articulata* (56) und bei *Olearia* (105). Endlich gibt es Objekte, bei denen die Epidermis der alleinige Sitz von Chromoplasten ist; so der Blattrand von *Marsilia spec.* (2), der Stengel von *Psilotum* (6, *a*), die erwachsenen Laubblätter von *Lycaste* (50), die grünen Sproßglieder von *Viscum* (69, *B*).

Auch wo die Epidermiszellen Chromoplasten enthalten, pflegen die Schließzellen der Stomata reine, wenn auch oft nur blasse Chloroplasten zu führen. Doch gibt es Ausnahmen von dieser Regel; so wurden bei folgenden Objekten auch in den Schließzellen Chromoplasten gefunden: *Psilotum* (6); *Selaginella fimbriata* (8), doch hier nur an den im Freien entwickelten, stark geröteten Partieen (*c*), während an den im schwächeren Licht des Laboratoriums hinzuwachsenden Partieen *(d)* die Schließzellen reine Chloroplasten ent-

halten, wie das bei anderen Selaginellen (7, 9) stets der Fall ist; *Hyophorbe Verschaffelti* (nicht bei *H. amaricaulis*); *Thrinax* (34, besonders *b)*; junge Lamina von *Olax* (70, *d*); *Cassytha* (74). Am erwachsenen Blatt von *Pholidota imbricata* (58, *a*) wurde sogar beobachtet, daß die fast farblosen Plastiden der Schließzellen kleine orange Grana enthalten, während das in den blaßgrünlichen Plastiden der übrigen Epidermiszellen nicht der Fall ist; ein ähnlicher Fall wurde an der schwächer gefärbten Schattenseite des Stengels von *Cassytha* (74) konstatiert, nur daß hier außer den Schließzellen auch noch in einzelnen zerstreuten Epidermiszellen blaß-orange Chromoplasten vorkommen.

Sehr merkwürdig ist der Einfluß, welchen bei manchen Objekten die Spaltöffnungen resp. Atemhöhlen auf die Ausbildung der Plastiden in den angrenzenden Zellen ausüben. In einem oberen Internodium des grünen Exemplars von *Viscum* (69, *B*), wo die Epidermiszellen gelbe Chromoplasten führen, zeichnen sich die Nebenzellen der Spaltöffnungen durch größere, zahlreichere, intensiver (orange) gefärbte Chromoplasten aus; in einem unteren Internodium derselben Pflanze war die Bevorzugung der Nebenzellen noch auffallender, da die meisten übrigen Epidermiszellen hier nur blasse, grünlichgelbe Plastiden enthielten. Ähnlich liegt die Sache in den Blättern von *Fagraea monantha* (92, *b*), sowie in den gelben Blättern von *Ficus* (68, *A a*), bei welch letzteren die direkt an die Schließzellen grenzenden Epidermiszellen durch Chromoplasten ausgezeichnet sind, während die meisten übrigen Epidermiszellen Leukoplasten führen. Viel auffallender ist eine analoge Erscheinung bei einem anderen Exemplar von *Ficus* (68, *B a*), bei dem das Schwammparenchym der Blätter im allgemeinen rein grün und die Epidermis durchweg farblos ist; unter jeder Spaltöffnung sieht man hier bei schwacher Vergrößerung einen gelben Fleck, welcher dadurch verursacht ist, daß mehrere Schichten des Schwammparenchyms um die Atemhöhle herum Chromoplasten statt Chloroplasten enthalten; die die Schließzellen umgebenden Epidermiszellen sind hier nicht affiziert. Ein ähnliches Verhalten bieten die Kannen von *Dischidia Rafflesiana* (97): an ihrer blaßgrünen Schattenseite zeichnen sich alle direkt an die Atemhöhlen grenzenden Mesophyllzellen (nicht die Epidermiszellen) durch den Besitz intensiv gelber Chromoplasten aus. An der Lichtseite der Kannen, wo das Mesophyll ohnehin gelbe Chromoplasten

führt, ist diese Erscheinung viel weniger auffallend, aber bei genauerem Zusehen zeigt es sich auch hier, daß die Chromoplasten in der nächsten Umgebung der Atemhöhlen deutlich intensiver gefärbt sind als sonst. In den jüngeren Internodien von *Vanilla Walkeriae* (60, *a*), wo die äußeren Rindenschichten leukoplastenähnliche Plastiden mit nur wenigen kleinen Granis enthalten, sind in den an Atemhöhlen grenzenden Zellen die Grana zahlreicher und größer, so daß hier die Plastiden schon den Charakter richtiger Chromoplasten haben. Die Lamina von *Botrychium* (1, *c*) führt überall, auch in der Epidermis, reine Chloroplasten; nur diejenigen Epidermiszellen, welche die Spaltöffnungs-Schließzellen umgeben, enthalten Intermediärplastiden mit mehr oder weniger zahlreichen orangen Granis. Bei diesem Objekt ist jedoch die Erscheinung nicht durchgängig.

Alle diese Fälle, obwohl im einzelnen ziemlich verschieden, haben das gemeinsam, daß in der Umgebung der Atemhöhlen der Chromoplasten-Charakter der Plastiden gesteigert ist. Je nach den spezifischen und lokalen Befähigungen erstreckt sich diese Wirkung entweder auf das angrenzende Mesophyll resp. Rindengewebe, oder auf die Nebenzellen oder sonstige, den Spaltöffnungsapparat umgebende Epidermiszellen, welche ja ebenfalls an die Atemhöhle grenzen; und je nachdem, wie die Plastiden dieser Gewebe ohnehin beschaffen sind, ist die lokal eintretende Steigerung nur eine quantitative, oder aber sie bewirkt eine vollständige Umbildung von Chloroplasten zu typischen Chromoplasten.

Was diese eigentümliche Erscheinung noch merkwürdiger macht, ist, daß sie auch in gerade umgekehrtem Sinne stattfinden kann. So ist im Stengel von *Dischidia Gaudichaudii* (98) das ganze Rindenparenchym von Chromoplasten gelb, aber unter jeder Spaltöffnung befindet sich ein grüner Fleck, indem die den Atemhöhlen angrenzenden Rindenzellen reine Chloroplasten enthalten. Also gerade umgekehrt wie in den oben besprochenen Kannen von *D. Rafflesiana*[1]). Weitere derartige Fälle wurden beobachtet im Blattstiel von *Thrinax* (34, — hier ist die Differenz nur quantitativ, und die grünen Zellnester befinden sich nicht unter allen Spaltöffnun-

[1]) Leider habe ich von *D. Rafflesiana* nicht auch den Stengel untersucht, es bleibt daher zweifelhaft, ob die beobachtete Differenz eine spezifische oder eine lokale ist.

gen), bei *Lycaste* (50, *b*) an der Unterseite der erwachsenen Lamina (hier nur auf Epidermiszellen beschränkt). Hierher gehört wohl auch der Fall von *Trichosanthes* (103), in dessen Blattstiel der Kollenchymring stellenweise durch kurze Streifen von Parenchym unterbrochen ist, welche bis zur Epidermis reichen und über denen allein sich die Stomata befinden; in diesen Streifen ist das Gewebe grün, während das übrige peripherische Gewebe reine Chromoplasten enthält. Auch in den Blattscheiden von *Gigantochloa* (31) befinden sich in dem chromoplastenführenden Gewebe grüne Zellnester, welche unter Spaltöffnungen liegen; solche finden sich hier aber nicht unter allen Spaltöffnungen, sondern es kommt auch vor, daß unter solchen gelegene Zellgruppen Chromoplasten enthalten, welche größer und zahlreicher sind als im Nachbargewebe; bei diesem Objekt kommen also die beiden entgegengesetzten Arten von Beeinflussung der Plastiden durch die Stomata gleichzeitig vor.

Fälle von solcher Beeinflussung in der einen oder anderen Richtung hätten sich vielleicht als verbreiteter erwiesen, wenn ich von Anfang an und bei allen Objekten darauf geachtet hätte (einige weniger sicher konstatierte Fälle übergehe ich hier). Durchgreifend ist aber der Einfluß der Spaltöffnungen nicht, denn bei mehreren meiner Objekte habe ich mit Sicherheit seine Abwesenheit festgestellt; z. B. bei *Aloë consobrina* (46, Schlußabsatz), wo im peripherischen Mesophyll Zellen mit verschieden gefärbten Plastiden vorkommen, ist deren Verteilung von den Spaltöffnungen bestimmt unabhängig.

Eine gewisse Analogie mit der Epidermis und den Spaltöffnungen hat die Exodermis der Haft- und Luftwurzeln der Epiphyten mit ihren Durchlaßzellen. Bei *Hoya lacunosa* (99, *A*) finden sich Chromoplasten zwar nicht in den verkorkten Zellen der Exodermis, wohl aber in den Durchlaßzellen, und zwar erreichen sie gerade hier ihre maximale Entwicklung. Bei *Hoya obovata* (100) kommen Chromoplasten nur in der Exodermis vor, am reichlichsten in den Durchlaßzellen. Auch bei den Luftwurzeln einiger Orchideen, nämlich *Vanda spec.*, *Aërides* (68), *Arachnanthe* (64), wurden Chromoplasten in den Durchlaßzellen und zuweilen auch eine bevorzugte Chromoplastenbildung in den an sie angrenzenden Rindenzellen beobachtet. Allgemein sind diese Beziehungen aber jedenfalls nicht, denn bei *Vanda teres* (61) bestanden sie sicher nicht und die Durchlaßzellen enthielten keine Chromoplasten, obwohl solche in

der Rinde, besonders in den peripherischen Schichten, vorhanden waren.

Endlich habe ich bei einigen Objekten bemerkenswerte Beziehungen der Chromoplasten zu Nektarien und zu Hydathoden, also in beiden Fällen zu sezernierendem Drüsengewebe gefunden. Bei *Passiflora* (89), wo flache Nektarien an der Unterseite der Blattlamina vorhanden sind, finden sich gelbe Chromoplasten (die sonst im Blatt fehlen) zwar anscheinend nicht im Nektariengewebe selbst, wohl aber in dem darüberliegenden, bis zur Oberseite des Blattes reichenden Gewebe. Interessanter sind die Verhältnisse bei den eigenartigen Blattnektarien von *Fagraea monantha* (92, *c*), wo nicht nur das kleinzellige Drüsengewebe, sondern auch ein ansehnlicher Gewebekomplex in dessen Umgebung Chromoplasten enthält. — Die Hydathoden an der Blattoberseite von *Ficus diversifolia* (68, *A d*) machen sich äußerlich als winzige, intensiv rote, flache Grübchen bemerkbar, in denen sich eine Gruppe kleiner Spaltöffnungen befindet. Sowohl das kleinzellige Epithem, wie dessen aus zwei Schichten größerer Zellen bestehende Scheide, wie auch die Epidermis in dem Grübchen sind reich an Chromoplasten, während das umgebende Palissadenparenchym reine Chloroplasten, die übrige Epidermis Leukoplasten führt.

Allgemein ist noch zu bemerken, daß, wo in einem Organ Chromoplasten (im engeren Sinn) und Chloroplasten zusammen vorkommen, dieselben gewöhnlich nicht direkt aneinander grenzen, sondern ein mehr oder allmählicher Übergang zwischen beiden durch Vermittlung von Intermediärplastiden stattfindet.

Auch abgesehen von diesen Übergängen kommt es zuweilen vor, daß in demselben Organ oder selbst in derselben Zellschicht reine Chromoplasten neben reinen Chloroplasten und Intermediärplastiden von verschiedener Farbe oder auch neben Leukoplasten vorkommen; gute Beispiele dafür liefert das peripherische Mesophyll in der Blattscheide von *Aloë capitata* (46) und die Epidermis des Blattstiels von *Botrychium* (1, *a*). Es verdient hervorgehoben zu werden, daß die verschieden gefärbten Plastiden, soweit gesehen, nie in derselben Zelle vereinigt, sondern auf verschiedene Zellen verteilt sind. Dasselbe gilt auch von der Größe der Plastiden, welche in verschiedenen Zellen erheblich variieren kann, in derselben Zelle aber nie bedeutenden Schwankungen unterliegt. Die Beschaffenheit und speziell auch die Farbe der Plastiden wird

also durch die in den einzelnen Zellen herrschenden Bedingungen bestimmt.

IV. Näheres über die Chromoplasten.

Die Form der Chromoplasten ist meist die gleiche wie die der Chloroplasten bei denselben Pflanzen, also, je nachdem sie frei im Plasma oder im Wandbeleg liegen, ungefähr kugelig oder plankonvex mit, von der Fläche gesehen, rundlichem Umriß, zuweilen ein wenig gestreckt; stärker gestreckte (bis höchstens nicht ganz doppelt so lang als breit) dürften wohl immer in Vorbereitung zur Teilung sein. Andere Formen wurden nur ausnahmsweise beobachtet, z. B. linsenförmige bei einer unbestimmten Bignoniacee (102); flache, dünne Scheiben von rundlichem, zuweilen auch etwas unregelmäßigem Umriß bei *Bambusa vulgaris*, *Verschaffeltia* (36), *Rhynchostylis* (62), *Gastrodia* (67); mäßig gestreckte und gebogene oder sonst unregelmäßig geformte (neben normalen) bei *Lycopodium* (5), *Lycaste* (50), *Renanthera Arachnites*. Bei den *Selaginella*-Arten kommen dieselben, z. T. eigentümlichen Formen vor, welche durch Haberlandt (4) für die Chloroplasten dieser Pflanzen bekannt sind. Spindelförmige Chromoplasten, wie sie in Blüten und Früchten nicht selten sind, wurden in vegetativen Organen nur bei einem Objekt beobachtet, nämlich in der Stengelrinde der saprophytischen Orchidee *Galeola Hydra* (65), während in Epidermis und Haaren die Chromoplasten auch hier rund sind.

In Teilung begriffene Chromoplasten (kenntlich an der gestreckten, biskuitförmig eingeschnürten Form und der häufigen paarweisen Zusammenlagerung der runden Formen) sind in jungen, noch lebhaft wachsenden Organen allgemein, wurden aber mehrere Male auch in völlig ausgewachsenen Organen noch in größerer Zahl angetroffen, so bei *Cocos* (32), *Stevensonia* (33), und besonders reichlich bei der unbestimmten Bignoniacee (102).

Auch die Dimensionen der Chromoplasten entsprechen denen der übrigen Plastiden desselben Objekts. Die größten habe ich bei *Botrychium* (1) angetroffen, wo sie bis zu $15{\cdot}7 \times 11{\cdot}5\ \mu$ erreichen; auch bei den *Selaginella*-Arten werden die Chromoplasten relativ sehr groß. Bei den übrigen Objekten können Chromoplasten von 4—5 μ Durchmesser schon als groß gelten; *Croton* (86), wo in der Stengelrinde die runden Chromoplasten bis 5·7, die gestreckten bis

8·5 × 4·5 μ Durchmesser haben, ist schon ein exzeptioneller Fall. Die gewöhnlich bedeutend kleineren Chromoplasten der Epidermis erreichen selten mehr als 2—2½ μ; noch erheblich kleiner sind sie in prosenchymatischen Zellen, z. B. in Sklerenchymfasern. Bei einigen Objekten, wie z. B. im Stengel von *Lycopodium*, sind die Chromoplasten in allen Geweben winzig.

Die Anordnung in der Zelle bietet in der Regel nichts Charakteristisches; meist sind die Chromoplasten ungefähr gleichmäßig im Plasma zerstreut, und nur in einzelnen Fällen wurde eine bestimmte Lagerung angetroffen, z. B. ausschließlich um den Zellkern in dichtem Kranz in den Kurzzellen der Zweigepidermis von *Bambusa spec.* (29), ausschließlich an der Innenwand in den gleichen Zellen von *Bambusa nana* (30).

Bei vielen Pflanzen sind die Chromoplasten sehr empfindlich gegen die geringste Verletzung der Zelle, so daß man sie nur in ganz intakten Zellen in ihrem natürlichen Zustande beobachten kann; an angeschnittenen oder austrocknenden Zellen quellen sie zunächst auf und zerfallen bald ganz, so daß von ihnen nur die farbigen Grana übrigbleiben, welche leicht zu größeren Tropfen zusammenfließen. An diesen Zerfallsprodukten kann man günstigenfalls auch in schon vertrockneten Pflanzenteilen noch erkennen, ob und in welchen Zellen sie Chromoplasten enthalten haben; darauf war ich in den wenigen Fällen angewiesen, wo ich die gesammelten Pflanzen nicht bald mikroskopisch untersuchen konnte.

Bekanntlich ist in den Chromoplasten das Pigment entweder in Form runder „Grana" oder (viel seltener) in Form von Kristallen dem Stroma eingelagert. Der letztere Fall ist unter den von mir untersuchten Objekten nur ein einziges Mal realisiert, nämlich im Rindengewebe (nicht in der Epidermis und den Haaren) der saprophytischen Orchidee *Galeola* (65), wo die exzeptionelle, spindelförmige Gestalt der Chromoplasten durch die Einlagerung mehrerer äußerst feiner und nur mit Mühe erkennbarer, nadelförmiger Kriställchen von gelber Farbe bedingt wird.

Das Vorhandensein farbiger Grana ist in den Fällen, wo die Struktur der Chromoplasten relativ grob ist, schon bei mäßig starker Vergrößerung (stärkeres Trockensystem) mit oft voller Deutlichkeit zu sehen, bei *Botrychium* sogar schon bei kaum 100-facher Vergrößerung. Für gewöhnlich ist aber zu einer genaueren Einsicht in die Struktur der Chromoplasten eine gute Ölimmersion nicht

zu entbehren, und die klarsten Bilder erhält man bei weit geöffnetem Diaphragma des Abbe'schen Beleuchtungsapparates, wobei bekanntlich das Strukturbild schwindet, das Farbenbild aber um so besser hervortritt.

Bei einigen wenigen Objekten erschienen die Chromoplasten selbst bei der stärksten Vergrößerung, über die ich verfügte, meist homogen gefärbt. Ich zweifle aber nicht, daß auch in diesen Fällen eine granulöse Struktur vorhanden ist und nur wegen der äußersten Kleinheit bei dichter Lagerung der Grana nicht erkannt werden kann. Hiefür spricht, daß manchmal die Unterscheidung der Grana bei besonders günstiger Beleuchtung oder an einzelnen, wohl etwas gröber gebauten Chromoplasten doch gelang, sowie daß sie manchmal zwar nicht an intakten, wohl aber an verquellenden Chromoplasten möglich war. Nur in den winzigen Chromoplasten des Schwellgewebes von *Stangeria* (18) und in denen der saprophytischen Orchidee *Gastrodia javanica* (67) gelang es mir nicht, mich von der granulösen Struktur zu überzeugen; das sind aber Objekte, die ich nur ziemlich flüchtig untersuchen konnte.

Schwer zu sehen sind die Grana auch dann, wenn sie hellgelb in hellgrünem Stroma sind, wie bei den meisten Chromoplasten von *Arachnanthe* (64) und bei *Passiflora* (89); bei dem letzteren Objekt konnte ich mich nur mit Hilfe der im folgenden Kapitel zu besprechenden Karotinreaktion von ihrer Anwesenheit überzeugen.

Die relative Masse der beiden Bestandteile der Chromoplasten: Stroma und Grana, kann auch innerhalb desselben Organs in dessen verschiedenen Zonen in den weitesten Grenzen variieren. In den caeteris paribus am intensivsten gefärbten, also gewissermaßen am meisten typischen Chromoplasten, wie sie sich in den Zonen ihrer maximalen Ausbildung zu finden pflegen, füllen die Grana oft die ganze Plastide in gleichmäßig dichter, undurchsichtiger Masse aus; in solchem Fall erscheint der Chromoplast auf den ersten Blick homogen gefärbt, aber bei näherer Untersuchung ist die granulöse Struktur, wenn sie nicht gar zu fein ist, wenigstens an seinem Rande erkennbar; die Erkennung derselben kann durch vorsichtige Aufhellung mittels Glyzerin erleichtert werden, welches man in verdünntem Zustande zusetzt und sich langsam konzentrieren läßt. — Das zweite Extrem, mit dem ersteren durch alle erdenklichen Übergange verbunden, bieten die Fälle, wo im Stroma nur ganz wenige, winzige Grana zerstreut liegen.

Die Größe der Grana kann ebenfalls innerhalb desselben Organs bedeutend schwanken, ist aber auch oft für bestimmte Objekte charakteristisch. Sehr kleine Grana finden sich z. B. im Stengel von *Lycopodium* (5), in allen Organen der *Gnetum*-Arten (24—27), bei *Olax* (70), *Castanospermum* (82), *Landolphia* (94). Relativ grob sind sie hingegen bei *Botrychium* (1), * *Pothos* (89), *Smilax* (42), * *Vanilla Walkeriae* (60), *Croton* (86, in der Rinde), *Pseudopanax* (90), im inneren Gewebe der Kannen von * *Dischidia Rafflesiana* (97) u. a. Große und kleine Grana durcheinander in denselben Chromoplasten finden sich z. B. bei *Macrozamia Denissonii* (16), *Pholidota imbricata* (58) und manchen anderen Objekten. Natürlich steht die relative Menge der Grana im allgemeinen in umgekehrtem Verhältnis zu ihren Dimensionen. Bei den mit * bezeichneten Objekten der obigen Liste findet man oft nur wenige grobe Grana pro Plastide, ja es kommen bei ihnen sogar Chromoplasten vor, die nur e i n großes Granum enthalten; derartige Chromoplasten sehen recht abweichend vom Typus aus, und man würde sie kaum für solche halten, wenn man sie nicht im selben Gesichtsfeld durch alle Übergänge mit typischen Chromoplasten verbunden sähe.

Am häufigsten sind die Grana ziemlich gleichmäßig im ganzen Stroma der Plastide verteilt. Verhältnismäßig selten findet man sie gruppenweise genähert, oder vorwiegend bis ausschließlich im zentralen Teil des Stromas zusammengehäuft, so daß bei schwächerer Vergrößerung ein farbiges Zentrum von einem farblosen oder grünlichen Saum umgeben ist; so z. B. bei *Araucaria* (21), *Coelogyne miniata*, Knolle (58), *Fagraea monantha* (92, *a*, *b*). Häufiger ist der umgekehrte Fall, daß die Grana vorwiegend oder ausschließlich peripherisch angeordnet sind; wenn sie dabei zahlreich sind, so können sie einen zusammenhängenden, schmalen farbigen Saum oder breiteren Ring um ein farbloses oder blaßgrünes Zentrum bilden, so daß die Chromoplasten bei schwächerer Vergrößerung hohl zu sein scheinen. Als Beispiele für dieses extreme Verhalten seien genannt: *Gnetum spec.* (26), wo die winzigen Grana in mehreren Schichten an der Peripherie gedrängt sind, und die Epidermis des Blattstiels von *Vanilla africana* (59, *a*). Diese Lagerungsverhältnisse pflegen übrigens nicht ganz konstant zu sein.

Wo die Grana nicht allzu winzig sind, so daß man über ihre Form urteilen kann, erscheinen sie meist deutlich kugelig; es sind wahrscheinlich Tropfen einer ölartigen Substanz, in der das Pigment

gelöst ist. Aber in einer ansehnlichen Anzahl von Fällen erscheinen die Grana, wenigstens die größeren, vielmehr als eckige oder etwas unregelmäßig geformte Körner; so z. B. bei *Botrychium* (1), *Selaginella*-Arten (7, 8), * *Macrozamia Denisonii* (16), *Gnetum funiculare* (24), * *Bambusa nana* (30), * *Zamioculcas* (40), * *Grammatophyllum* (55), *Disciphania* (71), bei dieser z. T. von gestreckter Form. Doch halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß die scheinbaren Körner in Wirklichkeit dichtgedrängte Gruppen kleiner Tröpfchen sind; bei den mit * bezeichneten Objekten habe ich mich durch direkte Beobachtung davon überzeugt, bei manchen anderen spricht dafür die Tatsache, daß in verquellenden Chromoplasten nur winzige Tröpfchen zu sehen sind.

Ein ganz isoliert dastehender Fall wurde bei *Hoya lacunosa* (99) beobachtet, wo die Grana den Eindruck von Hohlkügelchen machen. Sie verhalten sich hier auch sonst ungewöhnlich (vgl. Kap. V).

Die Farbe der Grana ist am häufigsten orange oder gelb in verschiedenen Tönen und Abstufungen; bei einigen Objekten kommen beide Farben zugleich vor, aber in verschiedenen Partieen des Organs oder wenigstens in verschiedenen Zellen, so z. B. in der Epidermis der Zweige von *Bambusa spec.* (29) in den Langzellen gelb, in den Kurzzellen orange. Rein braune oder gelbbraune Grana sind sehr selten, ich fand sie nur bei *Stangeria* (18) in den Intermediärplastiden der Übergangszone, *Cassia alata* (80) und *Trichosanthes* (103). Auch rein rote (nicht orangerote) Grana sind verhältnismäßig selten, aber meist für ganze Gattungen oder größere systematische Gruppen charakteristisch: *Marsilia* (2–4); *Selaginella* (7—14); alle Gymnospermen (15—27) mit Ausnahme von *Macrozamia secunda* (17) und *Stangeria* (18); *Freycinetia* (28); die *Aloineae* (43—47); viele, aber nicht alle *Orchideae*, z. B. *Liparis* (51), *Coelogyne*-Arten (53, 54); von Dikotylen nur *Roydsia* (75). Bräunlichrot bis ausgesprochen braunrot sind die Grana (z. T. neben blutroten) bei *Botrychium* (1, — hier in der Epidermis orange), *Selaginella spec.* (11), *Encephalartos* (15), *Coelogyne Dayana* (Luftwurzel), *Vanilla africana*, Blattstiel (58, *a*). Die wahre Farbe der Grana tritt oft erst bei Immersion und geöffnetem Abbe hervor; so erweisen sich unter diesen Bedingungen die Grana von *Marsilia spec.* (2) als blutrot, während sie bei schwächerer Vergrößerung fast schwarz erscheinen; oft scheinen dunkel orangefarbige Grana bei schwächerer Vergrößerung rot zu sein.

Das Stroma der Chromoplasten ist direkt nur dann zu sehen, wenn diese nicht gar zu dicht von Granis erfüllt sind; ist letzteres der Fall, so kann man seine Anwesenheit nur indirekt aus der Tatsache erschließen, daß die Grana im lebenden Chromoplasten ein bestimmt geformtes Ganze bilden, also offenbar durch eine Kittsubstanz zusammengehalten werden, während beim Verquellen dieser Zusammenhang aufhört und die Grana sich voneinander trennen. Übrigens pflegt auch bei dicht gelagerten, aber groben Granis das Stroma wenigstens am Rande der Plastide in den Einkerbungen zwischen den äußersten Granis sichtbar zu sein. Bei *Pothos* (39) war trotz der groben Struktur der Chromoplasten das Stroma am lebenden Objekt nicht erkennbar, es ließ sich aber durch Behandlung mit Jodjodkali deutlich machen; bei *Hoya lacunosa* hingegen (99) führte dieses Mittel nicht zum Ziel, und die Sache blieb mir hier unklar.

Wo größere Partieen des Stromas sichtbar sind, bemerkte ich bei Beobachtung mit Immersion und geöffnetem Abbe oft zu meiner Überraschung, daß das Stroma nicht ganz farblos, sondern merklich blaßgrünlich gefärbt ist, obwohl davon bei engerem Diaphragma nichts zu sehen war. Das erwies sich als so verbreitet und bei, manchen Objekten allgemein, daß mir zunächst Zweifel aufstiegen ob denn überhaupt in vegetativen Organen reine Chromoplasten mit ganz farblosem Stroma vorkommen. Ich richtete daher auf diesen Punkt besonders mein Augenmerk und überzeugte mich, daß absolute Farblosigkeit des Stromas mindestens ebenso häufig vorkommt wie grünliche Färbung desselben; oft findet man aber beides nebeneinander in demselben Organ. Besonders verbreitet ist vollkommene Farblosigkeit des Stromas in der Epidermis und der inneren Partie dickerer Organe, deren Chromoplasten meist nicht als modifizierte Chloroplasten, sondern als modifizierte Leukoplasten aufzufassen sind; aber auch in den dem Chlorenchym entsprechenden Gewebepartieen finden sich vielfach reine Chromoplasten, und bei einer Anzahl von Objekten konnte ich mich überzeugen, daß die Plastiden durchgängig farbloses Stroma haben, so daß also die betr. Organe überhaupt kein mikroskopisch nachweisbares Chlorophyll enthalten. Solche Objekte sind mit Sicherheit: der Stengel von *Lycopodium* (5), die Blattstiele und Schwellpolster von *Cocos* (32), die Rhachis und der Blattrand von *Stevensonia* (33), die Blattstiele und gelben Stengel von *Alsomitra* (104), die gelbe Form von

Cassytha (74), die Haftwurzeln von *Dischidia Gaudichaudii* (98), — nicht zu reden von den im Boden oder Humus ganz verborgenen Organen. Mit Wahrscheinlichkeit gehört hierher noch eine Reihe anderer Fälle. Überall da nämlich, wo das Stroma nicht direkt sichtbar ist, läßt sich nur aus dem Grade der Reinheit der Gesamtfärbung der Chromoplasten schließen, ob ihr Stroma grünlich ist oder nicht; und solche Schlüsse können keinen Anspruch auf Sicherheit machen.

Außer diesen Plastiden mit nur bei offenem Abbe erkennbarer grünlicher Farbe des Stromas, welche ich noch zu den eigentlichen oder typischen (wenn auch nicht „reinen") Chromoplasten zähle, gibt es ferner solche, wo die Grünfärbung des Stromas, wenn auch nur blaß, doch ohne weiteres sichtbar ist oder bei dicht granulöser Struktur sich in der Mischfarbe der ganzen Plastide (grünlichgelb, braun, bei schwacher Vergrößerung manchmal fast schwarz) deutlich zu erkennen gibt. Das sind die eigentlichen Intermediärplastiden, welche die Charaktere von Chromoplasten und Chloroplasten in annähernd gleichem Maße in sich vereinigen. Ich rechne sie in dieser Arbeit mit zu den Chromoplasten im weiteren Sinn, man kann sie aber mit gleichem Recht auch zu den Chloroplasten im weiteren Sinn rechnen. Derartige Intermediärplastiden finden sich sehr häufig zusammen mit typischen Chromoplasten und typischen Chloroplasten, indem sie in der Grenzregion zwischen beiden den Übergang von den einen zu den anderen vermitteln; der Übergang erfolgt bald mehr oder weniger rapide, bald ganz allmählich auf längerer Strecke, und es kann als Regel gelten, daß je mehr der Chlorophyllgehalt im Stroma zunimmt, umsomehr die Zahl und Größe der farbigen Grana abnimmt. Es gibt aber auch Objekte, in denen die meisten oder selbst alle Plastiden solche Mischgebilde sind, während typische Chromoplasten und eventuell auch typische Chloroplasten ganz fehlen; solche Objekte sind z. B.: Blattstiel und Rhachis von *Botrychium* (1), die Blätter der braunen Form von *Selaginella spec.* (9), das noch wachsende Blatt und der Stamm von *Freycinetia* (28), das Blatt von *Gasteria cheilophylla* (44), die erwachsenen und jungen Blätter von *Pholidota imbricata* (58), die Zweige und jungen Blätter von *Olax* (70), und manche andere, besonders in jungem Zustande.

Weiter gibt es Plastiden, deren Stroma ebenso oder fast ebenso grün ist wie bei reinen Chromoplasten, welche aber daneben far-

bige Grana in meist nur geringer Zahl enthalten, was ihnen bei schwächerer Vergrößerung eine gelblichgrüne, bräunlichgrüne oder schmutziggrüne Gesamtfärbung verleiht. Auch diese den typischen Chloroplasten schon sehr nahe stehenden Mischgebilde finden sich häufig in der Grenzregion zwischen Chromoplasten resp. Intermediärplastiden und reinen Chloroplasten. Ich bin aber auch einigen wenigen Objekten begegnet, wo diese Kategorie von Plastiden dominiert oder ausschließlich vorkommt; ersteres ist in den Luftwurzeln von *Arachnanthe* (64) der Fall (daneben an bestimmten Stellen reine gelbe Chromoplasten), letzteres in den Internodien und Blattstielen einer unbestimmten Lauracee (78). Wenn man die nicht selten vorkommenden gelbgrünen und schmutziggrünen Organe daraufhin genauer untersuchte, so würden sich vielleicht derartige Vorkommnisse als recht verbreitet erweisen und die Zahl der Fälle wenn auch nicht von eigentlichen Chromoplasten, so doch von farbigen Granis in vegetativen Organen sich erheblich vermehren.

Entsprechend den Übergängen zwischen Chromo- und Chloroplasten gibt es auch Übergänge zwischen Chromo- und Leukoplasten. Hier ist die Sache allerdings schwieriger zu beurteilen, da die Leukoplasten keine positiven Merkmale besitzen, sondern nur negativ, durch den Mangel jeglichen Farbstoffes, charakterisiert sind. Wenn man aber Plastiden, welche in der Größe mit Leukoplasten übereinstimmen, aber grünlich oder blaßgrün gefärbt sind (wie das z. B. in der Epidermis vieler Pflanzen der Fall ist), als intermediär zwischen Leukoplasten und Chloroplasten betrachten muß, so müssen auch leukoplastenähnliche Gebilde, welche in ganz farblosem Stroma spärliche farbige Grana führen, als intermediär zwischen Leuko- und Chromoplasten anerkannt werden; und je nach der relativen Zahl und Größe der Grana kann man auch hier eine Reihe von Übergängen zwischen den beiden Extremen statuieren. Solche „Chromo-Leukoplasten“ habe ich vielfach beobachtet; insbesondere gehören viele der Chromoplasten in der Epidermis und in dem makroskopisch farblosen inneren Gewebe dickerer Organe, genau genommen, hierher.

Manchmal finden sich in demselben Organ alle Arten von Übergangsplastiden vereinigt. So enthält im Schwimmblatt von *Marsilia quadrifolia* (3) die obere Epidermis Chloro-Leukoplasten, die untere Epidermis Chromo-Leukoplasten, und die subepidermale Schicht

der Unterseite Chromo-Chloroplasten. In den Blättchen von *Marsilia spec.* (2, *c*) führt die oberseitige Epidermis in einer schmalen Randzone Chromo-Leukoplasten, im übrigen Chloro-Leukoplasten; an der Grenze beider Regionen finden sich Zellen, deren Plastiden in blaßgrünem Stroma einzelne rote Grana enthalten, also ein Gemisch der Charaktere aller drei Kategorieen von Plastiden repräsentieren. In den jüngeren Internodien von *Vanilla Walkeriae* (60, *a*) finden sich in der Epidermis reine Leukoplasten, in der subepidermalen Schicht führen dieselben wenige kleine, dunkel-orange Grana, in der dritten Schicht ist überdies das Stroma blaßgrün gefärbt, also die Charaktere von Leuko-, Chromo- und Chloroplasten vereinigt; in den folgenden Schichten werden die Plastiden größer und tiefer grün, während die Grana unverändert bleiben, sie gehen also in Chromo-Chloroplasten über.

Die Chromoplasten bilden in sehr vielen Objekten Stärke; in einem Teil dieser Fälle ließe sich vielleicht die Stärkebildung auf den Chlorophyllgehalt des Stromas zurückführen, doch ist es nicht erforderlich, zu dieser Annahme zu greifen, da sich die Stärke oft auch in sicher ganz chlorophyllfreien Chromoplasten findet, z. B. im inneren Gewebe des Blattstieles von *Cocos* (32), im Stengel von *Dischidia Gaudichaudii* (98), in den Wurzeln von *Hoya lacunosa* (99). Bald ist es feinkörnige Stärke, welche die Gestalt der Chromoplasten nicht beinflußt, bald sind es wenige mittelgroße Körner, bald auch einzelne ziemlich große Körner, welche die ursprüngliche Größe der Plastide bei weitem übertreffen. In den letztgenannten Fällen wird oft durch die Stärkeproduktion die Erkennung der Chromoplasten erschwert, indem dieselben durch die starken Dehnungen deformiert und lokal ganz unkenntlich werden; dank den Granis kann man aber meist den Chromoplastenrest, der zwischen mehreren Stärkekörnern eingezwängt ist, oder dem Ende einzelner größerer Körner als eine kleine Kappe aufsitzt, doch auffinden. Wo die Erkennung der Grana an unveränderten Chromoplasten durch deren sehr dichte Struktur vereitelt wird, kann die Stärkebildung sogar zu einem Hilfsmittel der Untersuchung werden, weil in den stärker gedehnten Partieen der Chromoplastensubstanz die Grana als getrennte farbige Punkte auf dem Stärkekorn deutlich sichtbar sind.

V, Die Farbstoffe.

Es ist bekannt, daß die Farbstoffe der Chromoplasten der Blüten und Früchte, ebenso wie derjenigen der *Daucus*-Wurzel, ein Karotin sind oder, genauer gesagt, zu der Gruppe der Karotine (im weiteren Sinne) gehören. Um festzustellen, ob dasselbe auch für die Farbstoffe der von mir untersuchten Chromoplasten gilt, benutzte ich die bekannte Karotin-Reaktion mit konzentrierter Schwefelsäure, und zwar in einer meines Wissens bisher nicht angewandten Weise, indem ich das Reagens unter dem Mikroskop direkt auf die lebenden Plastiden einwirken ließ. Die herrschende Meinung ist, daß die Schwefelsäure-Reaktion nur an ausgetrockneten, also abgestorbenen Objekten ausführbar sei; Tammes (**9**, S. 214) betont ausdrücklich, daß, wenn die Schnitte „auch nur im geringsten feucht sind", die Reaktion ausbleibt oder nicht charakteristisch ausfällt; sie trocknet daher die Schnitte im Exsikkator und behandelt sie dann mit Schwefelsäure makroskopisch auf weißer Unterlage. Ich habe dies Verfahren anzuwenden versucht, sowohl makroskopisch, wie mikroskopisch, war aber von den Ergebnissen nicht befriedigt, namentlich weil die reichlich eingedrungene Luft sehr störend wirkte. Ich überzeugte mich aber bald, daß das Austrocknen ganz überflüssig ist. Ich adoptierte schließlich folgendes Verfahren: Frische Schnitte vom lebenden Objekt wurden in einen Tropfen Wasser auf dem Objektträger gebracht, das Wasser abgesogen, so daß die Schnitte nur feucht blieben, dann mit Deckglas bedeckt, und nun wurde seitlich ein ziemlich großer Tropfen Schwefelsäure zugesetzt; kam es auf eine sehr starke Wirkung der Säure an, so brachte ich einen Tropfen derselben direkt auf den Schnitt und legte dann sofort das Deckglas auf. Dabei ist aber Bedingung, daß die Schwefelsäure ganz konzentriert und nicht durch längeres Stehen in einem mangelhaft verschlossenen oder häufig geöffneten Fläschchen verdünnt sei. In der ersten Periode meiner Untersuchung, wo ich derartige ungenügend konzentrierte Säure benutzte, fiel daher die Reaktion oft negativ oder zweifelhaft aus. Als ich aber später frisches Reagens erhielt, gelang die Reaktion bei fast sämtlichen Objekten ganz ausgezeichnet: die Grana färben sich intensiv und leuchtend himmelblau, und ein so behandelter, an Chromoplasten reicher Schnitt ergibt ein ganz wunderbares Bild. Natürlich spielen die Schnelligkeit des

Eindringens der Säure. ihre Verdünnung durch das dem Schnitt anhaftende Wasser und den Zellsaft, die Dicke des Schnittes und andere schwer zu berücksichtigende Umstände eine Rolle; großer Harzgehalt des Präparates oder andere Inhaltsstoffe der Zellen können dem Eindringen der Säure hinderlich sein; manchmal geben die Membranen, besonders die Kutikula, oder gewisse Inhaltsstoffe, namentlich in der Epidermis, störende Färbungen mit der Schwefelsäure, und endlich geht die blaue Färbung der Grana meist mehr oder weniger schnell, zuweilen sehr schnell vorüber. Kein Wunder daher, daß man nicht immer beim ersten Versuch eine schöne Reaktion erhält; in der Regel gelingt sie aber sofort und erreicht in wenigen Sekunden ihren Höhepunkt. Dieses Verfahren hat gegenüber dem von Tammes angewandten den großen Vorzug, daß die Reaktion streng lokalisiert ist und man sich überzeugen kann, daß es die Grana selbst, und zwar nur diese sind, welche sich färben; dazu kommt der Vorzug der größeren Schnelligkeit. Dieselben Vorzüge hat mein Verfahren auch gegenüber der Molisch'schen Kali-Methode des Karotinnachweises, bei welcher nach tage- oder wochenlangem Verweilen der Objekte resp. Schnitte in kalihaltigem Alkohol das Karotin auskristallisiert, aber wohl schwerlich an den Stellen, ja vielleicht nicht einmal in denselben Zellen, wo es sich im lebenden Objekt befand; natürlich hat aber diese Methode auch ihre großen Vorteile.

Im speziellen Teil sind die Objekte, bei denen die Karotinreaktion ein unzweideutiges (meist ganz ausgezeichnetes) Ergebnis lieferte, durch das Zeichen * vor dem Namen hervorgehoben; es sind das fast alle, bei denen ich sie überhaupt habe anwenden können. Nur bei einigen wenigen Objekten erhielt ich keine ganz typische Reaktion, nämlich bei folgenden:

Die blaue Färbung war nicht so rein und leuchtend wie sonst bei *Psilotum* (6); *Encephalartos* (15), hier blauschwarz; *Hoya lacunosa* (99), fast schwarz; *Galeola* (65, mit nadelförmigen Pigmentkriställchen), etwas blaß; *Citharexylon* (101), graublau. Bei mehreren dieser Objekte verlief überdies die Reaktion ungewöhnlich langsam; ebenso bei *Dammara spec.* (20), *Arachnanthe* (64) und *Trichosanthes* (103), bei denen aber schließlich doch eine schöne Bläuung eintrat. Keine Blaufärbung konnte ich bei *Agathis borneensis* (19) erzielen, vielleicht wegen des großen Harzgehaltes.

Hervorzuheben ist, daß die gelb, orange, rot, braunrot und braun

gefärbten Grana mit Schwefelsäure den gleichen blauen Farbenton annehmen, was wohl für eine nahe Verwandtschaft der betr. Farbstoffe spricht.

Das farblose Stroma der Chromoplasten bleibt bei der Reaktion farblos und erfährt nur eine gewisse Quellung; ist aber das Stroma grünlich, so nimmt es eine diffuse blaugrüne oder hellbläuliche Farbe an, deren Intensität mit derjenigen des ursprünglichen Grüns steigt, welche aber immer so blaß ist, daß die intensiv gebläuten Grana sich sehr scharf von ihr abheben. Dieselbe helle, diffuse Färbung nehmen auch reine Chloroplasten an. Es fragt sich, ob diese Färbung durch einen diffusen Karotingehalt des Stromas bedingt ist, oder auf der bekannten Bläuung des Chlorophylls selbst durch Säuren beruht. Das letztere muß zutreffen, denn in einigen Fällen, wo ich den Verlauf der Reaktion näher verfolgen konnte, ging die Färbung des Stromas derjenigen der Grana voraus; wäre aber erstere durch einen geringen Gehalt derselben Substanz bedingt, welche in den Granis konzentriert vorliegt, so müßte man erwarten, daß sie später als bei diesen eintritt. So liefert die Schwefelsäurereaktion zugleich einen Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür, daß die grünliche Färbung des Stromas von Chlorophyll herrührt. Das grüne Stroma färbt sich in solchen Fällen zunächst bräunlich (wohl Chlorophyllanbildung!), dann bläulich resp. blaugrün; die Grana sind in diesem Moment dunkelbraun oder rotbraun und werden erst später blau. Meist erfolgt aber die Reaktion so rasch, daß die Grana momentan die intensiv blaue Farbe annehmen.

Bei *Galeola Hydra* beobachtete ich bei dem hier langsamen Verlauf der Reaktion, daß die hellgelben Kristallnadeln zunächst sich braun färbten und deutlicher hervortraten; alsbald zerfielen sie in eine Reihe von Körnchen, die sich allmählich bläuten.

Dank der leuchtenden Farbe, welche die Grana und eventuell die ganzen Chromoplasten bei der Karotinreaktion annehmen, hat mir diese mehrere Male als Hilfsmethode auch zu anderweitigen Zwecken Dienste geleistet. So erleichtert sie die Auffindung der winzigen, zerstreuten Chromoplasten, wie sie in Sklerenchymfasern und engen Elementen der Leitstränge vorkommen; ferner treten blasse Grana, besonders blaßgelbe in hellgrünem Stroma, nach der Blaufärbung viel deutlicher hervor, und in besonders schwierigen Fällen, nämlich bei *Passiflora* (89) und in jüngeren Blattstielen

von *Albertisia* (72), konnte ich mich nur dank der Karotinreaktion von ihrer Anwesenheit überzeugen.

Wie neuerdings Tswett (11) hervorhebt, ist die Bläuung mit Schwefelsäure (die sogenannte Lipochrom-Reaktion) keineswegs für die eigentlichen Karotine, welche chemisch Kohlenwasserstoffe sind, charakteristisch, sondern sie ist ihnen mit einer ganzen Reihe von gelben Farbstoffen gemeinsam, für welche Tswett die Bezeichnung „Karotinoide" vorschlägt und zu denen auch die anscheinend sauerstoffhaltigen „Xanthophylle" der Chloroplasten gehören; nach ihm ist die Anwesenheit der eigentlichen Karotine in Blüten und Früchten nicht erwiesen. Daß aber in unserem Fall wirklich Karotine im engeren Sinn anwesend sein müssen, geht aus den gleich zu besprechenden Extraktionsversuchen hervor; denn nach Tswett ist Karotin der einzige von den gelben Plastiden-Farbstoffen, welcher durch reinen Petroläther extrahierbar ist.

Um näheren Aufschluß über die Farbstoffe der Chromoplasten zu erzielen, versuchte ich, aus mehreren charakteristischen Objekten, welche mir in nicht zu geringer Menge zur Verfügung standen, die Farbstoffe zu extrahieren. Es waren folgende:

1) Die roten Knollen von *Coelogyne miniata*, mit Ausschluß der grünlichen zentralen Partieen,

2) tiefgelbe Stengel von *Cassytha filiformis*,

3) die peripherische, am stärksten gelb gefärbte Partie der Blattstiele einer gelben Form von *Cocos nucifera*,

4) die orangen Blattstiele von *Gonocaryum fuscum*,

5) die am reinsten rot gefärbten Teile der Stengel von *Selaginella laevigata*,

6) die hell braunroten jungen Internodien und Blattstiele von *Gnetum funiculare*.

Das sind also sehr verschiedene und auch verschieden gefärbte Organe von Pflanzen aus allen Klassen des Systems.

Die Organe wurden klein zerschnitten und an der Luft oder im Exsikkator getrocknet (wobei sich Nr. 6 schwärzte) und dann wiederholt und längere Zeit im Dunkeln mit Petroläther behandelt, um das Karotin von den eventuell vorhandenen anderen Farbstoffen zu trennen; in einigen Fällen wurde die Substanz zerrieben und im Extraktionsapparat mit Petroläther extrahiert[1]). In allen Fällen

[1]) Für die Ausführung dieser Prozedur bin ich Herrn Decker vom Agrikulturchemischen Laboratorium in Buitenzorg zu Dank verpflichtet.

wurde eine gelbe bis orange-gelbe Lösung erhalten, auch bei den Objekten mit roten Granis. Wenn der Petroläther keinen Farbstoff mehr aufnahm, wurde nunmehr mit Alkohol behandelt; dieser lieferte ein Extrakt, welches bei Nr. 1 und 5 gelbbraun, bei Nr. 2 und 3 hellgelb, bei Nr. 4 hellgrünlichgelb, bei Nr. 6 tief dunkelbraun (Extraktion des beim Trocknen gebildeten schwarzbraunen Pigments!) gefärbt war. Von den beiden Extrakten aus Nr. 1, welche reichlich genug vorhanden waren, wurde je ein Teil eingedampft; das Petroläther-Extrakt gab einen orangeroten, etwas syrupösen Rückstand, der am Licht allmählich farblos wurde; das Alkoholextrakt gab einen gelbbraunen Syrup.

Die spektroskopische Untersuchung wurde bei Nr. 5 und 6 mit einem kleinen Handspektroskop, bei den übrigen mit einem Spektrophotometer von Schmidt & Haensch vorgenommen. Sie ergab nicht die erwarteten Resultate, indem ich in den Spektren der Petroläther-Extrakte niemals distinkte Bänder erkennen konnte, sondern nur eine kontinuierliche Absorption des violetten Endes, die je nach Objekt und Schichtdicke schon im Grün oder erst im Blau begann; ob das an den Apparaten oder an meinen Augen lag, weiß ich nicht, jedenfalls spricht das nicht gegen die Karotinnatur des Pigments, denn ein vergleichshalber untersuchtes Petroläther-Extrakt aus *Daucus*-Wurzeln verhielt sich ebenso. Die Alkoholextrakte ergaben ebenfalls eine Endabsorption, deren Beginn aber weniger scharf begrenzt war, daneben zuweilen eine Verdüsterung des Rot und des Grün. Bei der größten verfügbaren Schichtdicke zeigte überdies das Petroläther-Extrakt von Nr. 1—4 eine Andeutung des Chlorophyllbandes I, welche bei *Cocos* und *Gonocaryum* äußerst schwach, bei *Coelogyne* wenig stärker, bei *Cassytha* hingegen ganz deutlich war; die Lage dieses Bandes war dieselbe, wie im Spektrum einer Chlorophyllösung. Die Alkoholextrakte von Nr. 1—3 (von Nr. 4 war zu wenig davon vorhanden) zeigten hingegen keine Spur des Chlorophyllbandes, die geringe vorhandene Menge von Chlorophyll war also offenbar gänzlich vom Petroläther aufgenommen worden [1]). Die später hergestellten Extrakte von Nr. 5 und 6

[1]) Nach Tswett (10) nimmt Petroläther außer dem Karotin auch Spuren der anderen Farbstoffe auf. Ferner habe ich den Fehler begangen, die Objekte 1—4 (ob auch 5—6, habe ich nicht notiert) vor dem Trocknen in Wasser auszukochen, wodurch die übrigen Plastidenfarbstoffe durch Petroläther extrahierbar werden sollen.

verhielten sich hierin anders; während das Petroläther-Extrakt von Nr. 6 (Nr. 5 ging verloren) keine Spur von Chlorophyll enthielt, gaben die Alkoholextrakte ein recht starkes und scharfes Chlorophyllband I; das war auch zu erwarten, da beide Objekte auch mikroskopisch chlorophyllhaltig sind.

Das Ergebnis dieser Versuche läßt sich so formulieren: Alle untersuchten Objekte enthalten reichlich ein Karotin, daneben aber noch mehr oder weniger reichlich einen zweiten, durch alkoholfreien Petroläther nicht extrahierbaren gelben Farbstoff, welcher vielleicht bei allen derselbe ist. Außerdem enthalten alle Objekte etwas Chlorophyll, selbst diejenigen, in denen es sich mikroskopisch nicht nachweisen ließ, diese freilich nur in Spuren. Damit wird zugleich bestätigt, daß der im Stroma vieler Chromoplasten und der Intermediärplastiden vorhandene grüne Farbstoff Chlorophyll ist.

VI. Entwicklungsgeschichte.

Viele meiner Objekte hatte ich Gelegenheit, auch in mehr oder weniger jungen Zuständen zu untersuchen und so Erfahrungen über die Entwicklung der Plastiden zu sammeln. Bevor ich aber hierzu übergehe, will ich zunächst die Fälle besprechen, in denen Chromoplasten erst in älteren Organen (einige Zeit nach deren Auswachsen) auftreten, oder doch deren Ausbildung auch nach dem Auswachsen des Organs noch fortschreitet.

Als ein extremer Fall ist *Smilax* (42) zu nennen, wo die ausgewachsenen oberen Internodien grün, die Internodien des unteren Stammteils hingegen gelb sind und in allen ihren Teilen typische Chromoplasten enthalten; ob die Umbildung der Plastiden nicht vielleicht schon früher beginnt, indem etwa die Chloroplasten in den grünen oberen Internodien schon gelbe Grana führen, habe ich zu untersuchen versäumt. Bei der grünen Form von *Selaginella proniflora* (10) sind nur die älteren Teile rötlich. Bei *Desmoncus* (37) sind die zu Haken umgebildeten oberen Blattfiedern an kürzlich ausgewachsenen Blättern noch grün, färben sich aber allmählich gelb. Bei der Palme *Chrysalidocarpus lutescens* sind der Blattstiel, die Rhachis, die Schwellpolster der Fiedern und der untere Teil ihrer Mittelrippe am kürzlich entfalteten Blatt blaßgelb; bald färben sich aber diese Teile hochgelb, und ältere Blätter

werden in ihrer ganzen Ausdehnung intensiv gelb. Bei *Vanda* (61) finden sich im kürzlich ausgewachsenen Blatt nur nahe der Spitze Intermediärplastiden, im älteren Blatt sind die Chloroplasten überall durch Auftreten gelber Grana und Schwinden des Chlorophylls zu Chromoplasten umgebildet. Bei *Coelogyne miniata* (58) sind in der jüngeren Lamina nur die Nerven braun (von Intermediärplastiden in der Strangscheide); bei älteren Blättern bräunt sich die Lamina oft in ihrer ganzen Ausdehnung. Unter den Dikotylen finden wir ähnliche Beispiele im Blattstiel von *Albertisia* (72) und *Landolphia* (94).

Fälle, wo Chromoplasten sich erst in höherem Alter des Organs ausbilden, dürften häufiger sein, doch habe ich sie im allgemeinen nicht berücksichtigt, weil sie schwer von der dem Absterben vorausgehenden Altersvergilbung abzugrenzen sind, welche nicht mehr in den Rahmen meiner Untersuchung gehörte; in den oben angeführten Beispielen handelt es sich wohl durchgängig um Organe, die noch lange nicht dem Absterben nahe waren.

Ein eigenartiges Verhalten zeigt der Stamm von *Vanilla Walkeriae* (60). Hier erscheinen die kürzlich ausgewachsenen Internodien (*a*) grün, obwohl ihre Plastiden schon Grana enthalten. In älteren Internodien (*b*) hat die Zahl der Grana zwar zugenommen, noch mehr aber der Chlorophyllgehalt des Stromas, so daß die äußere Färbung des Organs reiner grün geworden ist. In den unteren Stengelteilen (*c*) ist aber die Lichtseite tief rotbraun geworden, und man findet die ursprünglichen Leuko-Chromoplasten der peripherischen Zellschichten zu typischen Chromoplasten umgebildet, im übrigen Gewebe die Grana vermehrt und das Stroma verblaßt; an der Schattenseite hingegen haben sich fast alle Plastiden zu reinen Chloroplasten umgebildet. Bei diesem Objekt geht die Entwicklung der Plastiden gleichzeitig in entgegengesetzten Richtungen vor sich, teils an verschiedenen Seiten desselben Internodiums (*c*), teils (*b*) am selben Ort und sogar bei denselben Plastiden, deren Chromoplasten- und Chloroplastenmerkmale gleichzeitig zunehmen; dieses letztere ist ein ganz exzeptionelles Verhalten.

An die obigen Fälle schließen sich solche an, in denen die noch wachsenden Organe Chloroplasten oder Leukoplasten enthalten, die sich erst beim Auswachsen zu Intermediärplastiden oder typischen Chromoplasten ausbilden. Ein gutes Beispiel hiefür bieten die Blätter von *Ficus* (68, *B*, *b*—*d*), bei denen ich festgestellt habe, daß

die Umwandlung der Chloroplasten in Intermediärplastiden resp. Chromoplasten erst nach Erreichung der vollen Größe des Blattes und vollständiger Ausbildung der Stomata beginnt; nur in dem Epithem der Hydathoden sind zu dieser Zeit die Chromoplasten (die hier wohl aus Leukoplasten entstehen) schon vorhanden, erreichen aber erst später ihre endgiltige intensive Farbe.—Bei *Dischidia Gaudichaudii* (98) sind die jungen Internodien grün, die jungen Haftwurzeln farblos, während im erwachsenen Zustande beide von Chromoplasten gelb sind. — Im Blattstiel von *Vanilla africana* (59) enthält in der Jugend die Epidermis Leukoplasten, das zentrale Gewebe blasse Chloroplasten, welche beide im erwachsenen Organ zu Chromoplasten geworden sind; die peripherische Rinde führt schon in der Jugend Intermediärplastiden, in denen aber beim Auswachsen die Menge der Grana zunimmt —Als weitere Beispiele seien noch genannt die Knollen von *Dendrochilum aurantiacum*, die Rankenspitze des Blattstieles von *Flagellaria* (41), der Blattstiel von *Trichosanthes* (103) und die Internodien und Blattstiele einer unbestimmten Lauracee (73); alle diese enthalten in der Jugend Chloroplasten, welche im erwachsenen Organ bei den drei ersten zu Chromoplasten, bei der letztgenannten zu Intermediärplastiden werden.

Ebenso häufig kommt es vor, daß die Plastiden schon vor dem Auswachsen des Organs den Charakter von Chromoplasten annehmen, resp. bis zum definitiven Grade steigern. Ein paar Beispiele mögen genügen. Bei den roten Exemplaren von *Selaginella proniflora* und *pallidissima* (10, 14) sind nur die jüngeren Blätter an den wachsenden Spitzen der Laubzweige grün und enthalten reine Chloroplasten. Bei *Selaginella spec.* (11) ist der Vegetationspunkt der Zweige farblos, die jungen Blätter und Stengelpartieen führen reine Chromoplasten, welche sich hier also aus Leukoplasten entwickeln (später bilden sie sich durch Produktion von Chlorophyll im Stroma zu braunen Intermediärplastiden um). Bei *Liparis* (51) sind die jungen Niederblätter bräunlich, mit Intermediärplastiden, welche später zu orangen Chromoplasten werden.

Es gibt weiter Fälle, wo sowohl im erwachsenen wie im noch jungen Organ Chromoplasten gefunden werden, wo also die Plastiden im Laufe der Entwicklung keine wesentliche Änderung erleiden. Solche sind: die Blattscheide von *Grammatophyllum* (55), die Blattstiele von *Picrodendron* (84), das peripherische Gewebe im

Blattstiel von *Fagraea litoralis* (91). Die jüngsten Entwicklungsstadien habe ich in diesen Fällen freilich nicht untersucht.

Damit ist aber die Skala der in der Natur realisierten Möglichkeiten noch nicht erschöpft. Zu meiner anfänglich nicht geringen Überraschung fand ich vielmehr, daß Chromoplasten oder wenigstens Intermediärplastiden auch das Primäre sein und mit fortschreitender Entwicklung sich mehr oder weniger vollständig in Chloroplasten umbilden können. Ja dies ist vielleicht sogar das häufigste Verhalten. Da es neu und bemerkenswert ist, will ich die hierhergehörigen Fälle etwas eingehender besprechen als die bisherigen. Diejenigen Objekte, bei denen im erwachsenen Zustand die Grana vollständig schwinden, sind durch ein * hervorgehoben.

Bei **Selaginella laevigata* (7 *B*, *e*) sind die Laubsprosse rein grün, aber die Endknospen ihrer Zweige kupferbraun; die jungen Blättchen führen Intermediärplastiden. Die Entwicklung der Plastiden ist also hier gerade entgegengesetzt wie bei einigen anderen, oben besprochenen Spezies.

Daß bei *Selaginella spec.* (11) die ursprünglich aus Leukoplasten entstandenen reinen Chromoplasten nachträglich durch Ausbildung von Chlorophyll im Stroma zu Intermediärplastiden werden, ist oben schon erwähnt worden.

Bei **Encephalartos* (15) finden sich in den jungen Fiederblättchen Plastiden von überwiegendem Chromoplasten-Charakter; in soeben ausgewachsenen sind die Plastiden bedeutend grüner geworden, die Grana sind aber noch nicht geschwunden, obwohl sie anscheinend abgenommen haben. In vorjährigen Blättern endlich finden sich nur noch reine Chloroplasten.

Bei allen untersuchten *Gnetum*-Arten enthalten die Blattorgane, manchmal auch die Internodien, in der Jugend Chromoplasten oder wenigstens rotbraune Intermediärplastiden; während der weiteren Entwicklung tritt aber der Chromoplasten-Charakter je nach der Spezies oder dem Organ teilweise oder vollständig zurück. Bei *G. funiculare* (24) z. B. bleiben in den Internodien der Langtriebe die Grana in den ergrünten Plastiden größtenteils lange, vielleicht dauernd erhalten; das *Mesophyll der ausgewachsenen Lamina enthält hingegen nur reine Chloroplasten, während ihre *Mittelrippe allmählich fast farblos (schwach gelblich) wird, hier muß also eine Umwandlung der Chromoplasten in Leukoplasten stattfinden.

Freycinetia (28): In Stamm, Luftwurzel und Blattbasis nehmen

die in der Jugend vorhandenen Intermediärplastiden beim Auswachsen überwiegenden Chloroplasten-Charakter an; die Grana nehmen vielleicht absolut nicht ab, aber treten infolge des Wachstums der Plastiden und der Ergrünung ihres Stromas relativ bedeutend zurück. In der *Lamina findet eine Umbildung zu reinen Chloroplasten statt.

Liparis (51): Die Luftwurzel enthält überall Intermediärplastiden, welche aber in der Spitze am stärksten rot sind; die Entwicklung der Plastiden erfolgt also hier in umgekehrter Richtung wie in den früher erwähnten Niederblättern derselben Pflanze.

Die Luftwurzel von *Coelogyne Rochussenii* (54) verhält sich ähnlich, doch enthält die Spitze reine rote Chromoplasten; das ist bemerkenswert als der einzige Fall, in welchem ich reine Chromoplasten schon im Vegetationspunkt konstatiert habe.

**Dendrobium spec.*: die jungen Knollen enthalten Intermediärplastiden, die älteren reine Chloroplasten.

Pholidota imbricata (58, *a*, *b*): Das ganze Mesophyll der jungen Lamina führt Intermediärplastiden; beim Auswachsen nimmt überall der Chlorophyllgehalt der Plastiden zu, und in den *inneren Schichten schwinden überdies die Grana gänzlich.

Bei *Vanilla Walkeriae* (60) sind die noch wachsenden Internodien des Stammes braun, enthalten also zweifellos Intermediärplastiden von überwiegendem Chromoplasten-Charakter, während beim Auswachsen die Internodien grün werden. Da, wie schon oben erwähnt wurde, an alten Internodien wieder eine Neubildung von Granis stattfindet, so schlägt also bei diesem Objekt die Richtung der Entwicklung der Plastiden mit der Zeit in die entgegengesetzte um.

**Roydsia* (75): Lamina, Blattstiel und Internodien führen in der Jugend Intermediärplastiden, welche später überall (zuweilen mit Ausnahme des Blattstiels) in reine Chloroplasten übergehen; in der Lamina geschieht das schon während des Wachstums, in den Internodien etwa beim Auswachsen, im Blattstiel erst im erwachsenen Zustande.

Xanthophyllum (85) ist ein bemerkenswertes Objekt, dem man für gewöhnlich keine Chromoplasten zumuten würde. Nur an den austreibenden Zweigen sind die wachsenden Internodien, Blattstiele und Mittelrippe des Blattes hochgelb, mit mehr oder weniger reinen Chromoplasten. Beim Auswachsen der Organe ergrünen die Plastiden, doch bleiben gelbe Grana in ihnen erhalten.

Hippocratea (87) verhält sich ähnlich, nur ist hier in der Jugend auch die Lamina gelb, und die gelbe Färbung bleibt in Blattstiel und Mittelrippe lange, stellenweise dauernd erhalten. Ob hier in den ergrünenden Partien die Grana der Plastiden persistieren oder schwinden, konnte ich nicht untersuchen.

Mehrfach wurde beobachtet, daß die Entwicklung der Plastiden in verschiedenen Teilen oder Regionen eines Organs in entgegengesetztem Sinn verläuft. Ein solcher Fall (Licht- und Schattenseite des unteren Stengelteils von *Vanilla Walkeriae*) ist schon oben bei Gelegenheit angeführt worden; hier möchte ich noch einige weitere Beispiele besprechen.

Die jungen Internodien von *Gonocaryum fuscum* (88) sind oberseits gelblich, mit Intermediärplastiden von vorwiegendem Chromoplasten-Charakter, unterseits grünlich, mit fast reinen Chloroplasten. Die erwachsenen Zweige hingegen sind bräunlich, oberseits mit grünem, unterseits mit gelbem Ton; die Plastiden der Oberseite haben ein stark grünes Stroma und enthalten relativ wenige, sehr kleine, gelbe Grana, hier hat also der Chlorophyllgehalt zugenommen, während die Grana abgenommen haben; untereits sind die Grana zahlreicher, das Stroma nur blaßgrün, — also Zunahme, resp. Neubildung der Grana und Abnahme des Chlorophyllgehaltes.

Bei *Brexia serrata* (76 *A, a, d*) enthält in der jungen Lamina das ganze Mesophyll Intermediärplastiden mit kleinen Granis. Während der weiteren Entwicklung findet eine Differenzierung derart statt, daß die Plastiden der inneren Mesophyllschichten sich zu reinen Chromoplasten mit bedeutend größeren Granis umbilden, diejenigen mehrerer peripherischer Schichten hingegen zu reinen Chloroplasten werden. Im Blattstiel dieses Objektes (*b, d*) entwickeln sich die Plastiden der Ober- und Unterseite ebenfalls in verschiedenem Sinne.

Bei *Olax* (70) sind im jungen Zustand alle Organe nahezu gleichfarbig hellbraun und enthalten wenig differenzierte Intermediärplastiden. Später erfolgt eine Differenzierung, indem in der Rinde der Internodien der Chlorophyllgehalt der Plastiden zunimmt ohne daß die Grana ganz schwinden, im Blattstiel und Mittelnerv des Blattes die Grana erheblich zunehmen, während das Stroma mehr oder weniger verblaßt, im Mesophyll der Lamina endlich das Stroma stark ergrünt, die Grana entweder vollkommen schwinden oder (in

den obersten Zellschichten besonnter Blätter) wenigstens stark reduziert werden.

Wenn wir das in diesem Kapitel mitgeteilte Tatsachenmaterial überblicken, so sehen wir, daß die Chromoplasten (mit Einschluß der Intermediärplastiden) sich, wie in mancher anderer Hinsicht, so auch bezüglich ihrer Entwicklung je nach der Spezies und den Organen außerordentlich verschieden verhalten. Sie können das Endprodukt, aber auch den Ausgangspunkt der mannigfachen Metamorphosen sein, welche die Plastiden durchmachen; sie können aus Leukoplasten oder Chloroplasten entstehen, sie vermögen sich aber auch zu Chloroplasten oder (ausnahmsweise) zu Leukoplasten umzubilden.

Bei allen den besprochenen Entwicklungsvorgängen fällt es auf, daß (mit ganz vereinzelten Ausnahmen) die Bildung resp. Zunahme der Grana, also des Karotins, mit einer Abnahme oder vollständigem Schwinden des Chlorophylls verbunden ist, und umgekehrt. Unwillkürlich drängt sich der Gedanke auf, ob nicht der eine Stoff auf Kosten des anderen gebildet wird, resp. das Material zu dessen Bildung liefert. Es braucht wohl kaum betont zu werden, daß die erwähnten Tatsachen für diesen Schluß keinenfalls beweisend sein können; aber ebenso ungerechtfertigt wäre es, die obige Annahme a limine zu verwerfen; denn so verschieden auch die chemische Zusammensetzung von Karotin und Chlorophyll ist, so ist es doch a priori keineswegs unmöglich, daß ersteres als N-freies Material zum Aufbau des letzteren dienen könnte, und ebenso, daß die N-freien Zerfallsprodukte des Chlorophylls das Material zur Bildung des Karotins hergeben könnten.

VII. Äußere Beeinflussungen.

Pathologische Verfärbungen beabsichtigte ich im allgemeinen nicht zu berücksichtigen. Doch habe ich immerhin einige Fälle untersucht, wo die Ausbildung von Chromoplasten augenscheinlich durch pathologische Eingriffe bedingt ist.

Bei *Fagraea imperialis* (93), bei der sonst alle Organe rein grün sind, finden sich in den Blättern unregelmäßig verteilte, gelbe Flecke, in denen das Blattgewebe in seiner ganzen Dicke typische Chromoplasten führt. Das Gewebe ist lebend, aber stellenweise pathologisch verändert, ohne daß die Ursache der Veränderung ersichtlich wäre.

Bei den *Agathis- (Dammara-)* Arten (19 *c*; 20 *c*) finden sich ebenfalls in der Blattlamina rote, chromoplastenführende Flecke, allem Anschein nach durch lokale Verletzungen hervorgerufen, da in ihrem Zentrum das Gewebe abgestorben und gebräunt ist. Hier liegt es sehr nahe anzunehmen, daß eben die Verletzung resp. das lokale Absterben die Veranlassung zur Umbildung der Chloroplasten des umliegenden Gewebes in Chromoplasten gewesen ist. Allerdings finden sich bei diesen Pflanzen in den Zweigen *(d)* ebenfalls rote Flecke, die nichts Pathologisches aufweisen.

Während in diesen Fällen der äußere Anlaß der lokalen Chromoplastenbildung jedenfalls unklar ist, so ist er hingegen in dem Fall von *Heligme* (95) sehr deutlich. An den Blättern dieser Pflanze fand ich begrenzte gelbe, chromoplastenführende Flecke ausschließlich und ausnahmslos um die an ihnen sitzenden Schildläuse, deren Stich also die erste Veranlassung zur Umbildung der Plastiden geboten haben muß. Nach weiteren derartigen Fällen habe ich vergeblich gesucht; Schildläuse auf Pflanzen sah ich zwar häufig, aber sie bewirkten keine Chromoplastenbildung. Äußerlich ziemlich ähnliche Flecke sah ich um die Uredo-Lager eines Rostpilzes bei *Odina gummifera* im Buitenzoger Garten; die Färbung war hier aber nur durch tiefgelbe Tropfen in den Pilzhyphen verursacht.

Dagegen fand ich eine sehr merkwürdige Beziehung der Chromoplastenbildung zu dem Mykorrhiza-Pilz in den Luftwurzeln mehrerer epiphytischer Orchideen, nämlich *Rhynchostylis retusa* (62), *Aërides odoratum* (63), *Arachnanthe moschifera* (64), *Vanda teres* (61), *Vanda spec.* und *Renanthera Arachnites*; alle diese Gattungen sind nahe verwandt (sie gehören zu den *Sarcanthinae-Aërideae*) und zeichnen sich durch sehr dicke Luftwurzeln aus. Am auffallendsten tritt die Beziehung bei *Rhynchostylis* auf, zumal sich hier Chromoplasten ausschließlich an den Stellen finden, welche den Pilz beherbergen (sowohl in den pilzführenden Zellen selbst, wie in den umliegenden pilzfreien Zellschichten); bei mehreren der anderen Objekte sind Chromoplasten oder Intermediärplastiden auch sonst in der Luftwurzel vorhanden, aber in den Mykorrhiza-Stellen am typischesten ausgebildet. Bezüglich des Näheren sei auf den Speziellen Teil verwiesen. — Bei den in ziemlicher Zahl untersuchten Orchideen mit dünnen Luftwurzeln habe ich keine Beziehung zwischen Mykorrhiza-Pilz und Chromoplasten bemerkt; ich habe freilich meist auch nicht darauf geachtet, da ich

erst relativ spät auf die Erscheinung aufmerksam wurde; sie wäre aber nicht leicht zu übersehen. Bei zwei unbestimmt gebliebenen Orchideen habe ich den Mangel einer solchen Beziehung ausdrücklich festgestellt; bei der einen waren kleine, orange Chromoplasten in der ganzen Rinde der Luftwurzel zerstreut, und an deren Unterseite, wo sich der Pilz befand, nicht stärker, eher schwächer ausgebilet als anderwärts; die andere enthielt viel Mykorrhiza-Pilz, aber überall nur Chloroplasten.

Sehr verbreitet und oft augenfällig ist die Abhängigkeit der Chromoplastenbildung vom Licht[1]. Dieselbe kann sich erstens darin äußern, daß der Chromoplasten-Charakter der Plastiden an der Lichtseite der Organe stärker und reiner ausgeprägt ist als an der Schattenseite, oder daß (bei den im folgenden mit * bezeichneten Objekten) nur an der stärker beleuchteten Seite Chromoplasten oder Intermediärplastiden vorhanden sind. Als Beispiele können dienen: *Marsilia spec.* (2), Blättchengelenke; **Lycopodium* (5), Blätter; *Araucaria* (21) und *Cryptomeria* (22), Hauptstamm und Zweige; die schon in Kap. VI besprochenen unteren Internodien des Stammes von *Vanilla Walkeriae* (60); die *Blattscheiden von *Dendrobium subulatum;* die Blätter der *Haworthia*-Arten (43); die Stengel von *Cassytha* (74), *Croton* (86), *Dischidia albida* (96); die Blattstiele der *Agathis*-Arten (19, 20), der meisten *Gnetum*-Arten (25—27), der *Gonocaryum*-Arten (88) und vieler anderer Pflanzen; die Kannen von *Dischidia Rafflesiana* (97); das Gelenk von **Actoplanes* (49). Bei manchen dieser Objekte ist die stärker beleuchtete Seite zugleich die morphologische Oberseite, und in solchen Fällen kann es zweifelhaft sein, ob der Unterschied in der Aus-

[1] Diese Abhängigkeit ist für die winterliche Verfärbung der Koniferen (Umwandlung der Chloroplasten in Chromoplasten, wie es Schimper bezeichnet) schon lange bekannt; vgl. die Literatur bei Schimper (8, S. 166 ff.). Einen weiteren Fall hat Schimper bei *Hartwegia comosa* aufgefunden, den er selbst freilich nicht hieher zu rechnen scheint; es handelt sich hier um Bildung von Intermediärplastiden aus reinen Chloroplasten am Sonnenlicht (vgl. den Speziellen Teil, am Schluß der *Liliaceae*).

Molisch (7) hat bei vielen *Aloë*-Arten sowie einigen (aber nicht allen) Arten von *Selaginella* durch längere Besonnung die Umwandlung von Chloroplasten in Chromoplasten und durch längere Verdunklung den umgekehrten Vorgang hervorrufen können. Auch Gentner (3) betont die Notwendigkeit der Besonnung für die Rotfärbung der Selaginellen. Nach meinen Erfahrungen kann das aber bei *Selaginella*-Arten nur bedingte Giltigkeit haben.

bildung der Plastiden dem Licht oder nur der dorsiventralen Struktur zuzuschreiben ist; doch ist selbst bei dorsiventralen Organen ein solcher Zweifel häufig genug ausgeschlossen, wenn nämlich deren stärker oder allein gefärbte Oberseite nicht ganz oder nicht in ihrer ganzen Ausdehnung mit der morphologischen Oberseite zusammenfällt.

Ein besonders instruktives Beispiel liefern die Blätter von **Lycaste* (50, *a*, *b*). Solange das junge Blatt noch zusammengefaltet und aufrecht, seine morphologische Unterseite also die allein beleuchtete ist, finden sich Chromoplasten nur hier in einigen peripherischen Zellschichten; wenn aber die auswachsende Lamina sich entfaltet, erscheinen Chromoplasten in den peripherischen Zellschichten der Oberseite, während sie an der Unterseite zurückgehen. Die Entwicklung der Plastiden erfolgt also an den beiden Flächen des Blattes in entgegengesetztem Sinne, in beiden aber so, daß die Chromoplasten sich auf die stärker beleuchtete Fläche beschränken.

Andererseits kann sich der Einfluß des Lichtes darin zeigen, daß die Chromoplasten (im weiteren Sinne) sich nur an hinreichend beleuchteten Exemplaren oder Partieen der Pflanze ausbilden, oder doch hier stärker als im Schatten. Bei *Olax* (70) sind alle Organe an besonnten Stellen stärker rot resp. braun gefärbt als im Schatten, und die Blattlamina ist nur an der Sonne bräunlich, im Schatten rein grün. Bei *Gnetum funiculare* (24) bleibt an stark beschattenen Zweigen die charakteristische rotbraune Färbung aller Organe aus. Interessant ist das Verhalten der braunen Form von *Selaginella spec.* (9); hier sind, obwohl die Pflanze an recht schattigen Stellen wächst, die Blätter von Intermediärplastiden braun, aber der Innenrand des einen Dorsalblattes jedes Paares, welcher von dem anderen Dorsalblatt bedeckt wird, ist grün; das zeigt, daß die Bildung der roten Grana, wenn sie auch nur wenig Licht erfordert, doch an ein gewisses Minimum von Licht gebunden ist. Bei stark roten Exemplaren von *Selaginella fimbriata* (8, *d*) waren an den im relativ schwachen Licht des Laboratoriums hinzugewachsenen Partieen die Zweige farblos (ganz frei von Chromoplasten), die Blätter mit Ausnahme gewisser Partieen grün. Endlich ist *Selaginella pallidissima* (14) im Schatten ganz grün, an der Sonne in allen erwachsenen Teilen rot.

Es wäre aber verfehlt, diese Erfahrungen über den Einfluß des Lichtes verallgemeinern zu wollen. Dem steht erstens eine Anzahl

von Fällen gegenüber, wo sich Chromoplasten in ganz verdunkelten oder doch kaum dem Licht zugänglichen Organen oder Organteilen finden. In nenne die im Humus verborgenen Wurzeln von *Lycopodium* (5) und *Hoya lacunosa* (99), das unterirdische Rhizom von *Selaginella amoena* (12), und als ein weniger extremes Beispiel die Innenseite der Blattscheide von *Grammatophyllum* (55). Zweitens gibt es eine ganze Reihe von Fällen, wo trotz ausgeprägt einseitiger oder lokal verschiedener Beleuchtung sich keine Verschiedenheit in der Ausbildung von Chromoplasten zeigt. So sind bei *Selaginella amoena* (12) die Chromoplasten an der Innenseite der dem Stengel ausgepreßten Blätter ebenso beschaffen wie an der Außenseite; in der Epidermis der Knolle von *Pholidota articulata* (56) zeigt sich kein Unterschied zwischen den freien und den von angepreßten Niederblättern bedeckten Stellen; in den kriechenden Stengeln und den Haftwurzeln von *Dischidia Gaudichaudii* (98) ist die Lichtseite und Schattenseite gleich intensiv gelb, und es macht auch keinen Unterschied, ob die Pflanze an sonniger oder beschatteter Stelle wächst.

Endlich kommt es auch recht häufig vor, daß die Chromoplasten an der Schattenseite der Organe stärker entwickelt sind als an der Lichtseite, oder selbst nur an der Schattenseite vorhanden sind (Fälle der letzteren Art sind in den folgenden Beispielen mit * bezeichnet). In der Lamina des *Schwimmblattes von *Marsilia quadrifolia* (3) finden sich Chromoplasten nur in den äußersten Zellschichten der Unterseite. In den roten Blättern von *Selaginella proniflora* (10) fand ich die Chromoplasten an der Unterseite dunkler rot gefärbt als an der Oberseite. Bei der Bambusee *Ochlandra stridula* ist der Blattstiel, besonders unterseits grell gelb. Bei *Vanilla spec.* führt der Blattstiel an der Unterseite fast reine Chromoplasten, an der Oberseite Intermediärplastiden mit stark grünem Stroma. Bei **Ficus diversifolia* (68) enthält das Schwammparenchym der Blattunterseite Chromoplasten, das Palissadenparenchym der Oberseite reine Chloroplasten. Bei *Gonocaryum* (88) ist die Mittelrippe des Blattes unterseits in viel längerer Ausdehnung gelb als oberseits, und die Zweige sind unterseits gelblich-, oberseits grünlichbraun, mit entsprechend verschiedener Ausbildung der Plastiden. Ähnlich bevorzugt ist die Unterseite an Blattstiel und Mittelrippe von *Hippocratea* (87). Bei *Fagraea monantha* (92) sind die Chromoplasten im Blattstiel an der Unterseite reichlicher, in

der *Lamina nur an der Unterseite vorhanden, und die Umgebung der unterseitigen Nektarien ist an Chromoplasten bedeutend reicher als die der oberseitigen. Bei *Cymbidium spec.* enthalten die angehefteten Luftwurzeln an der Schattenseite gelbe Chromoplasten, an der Lichtseite grüngelbe Intermediärplastiden. Lehrreich ist das Verhalten von *Cassia alata* (80), wo am Hauptgelenk und der Rhachis die Oberseite, an den Blättchengelenken aber die Unterseite viel stärker gefärbt ist. — Außerdem könnten hier auch die zahlreichen, in Kap. III. besprochenen Fälle angeführt werden, wo das Chromoplasten-Maximum sich nicht in den besser durchleuchteten äußeren, sondern in den mittleren oder inneren Gewebeschichten befindet.

Wir sehen also, daß das Licht zwar in vielen Fällen die Ausbildung von Chromoplasten fördert oder sogar bedingt, bei zahlreichen anderen Objekten aber keine Rolle spielt[1]).

Außer dem Einfluß des Lichts könnte ferner ein Einfluß des Wassermangels resp. verstärkter Transpiration in Betracht kommen. Ein Obergärtner in Kew versicherte mir, er könne alle Aloineen durch Trockenhalten zur Rotfärbung ihrer Blätter veranlassen (welche hier, wie N. 43—47 zeigen, auf Chromoplastenbildung beruht[2]). Bei der großen Mehrzahl meiner Objekte, welche in den feuchtheißen Tropen wuchsen, kommt nun Trockenheit allerdings nicht in Betracht. Wohl aber wäre es möglich, daß der in Kap. III. besprochene Einfluß der Spaltöffnungen darauf zurückzuführen ist, daß die direkt an die Atemhöhlen grenzenden Zellen stärker transpirieren als die übrigen und daher relativ weniger wasserreich sind; falls dies zutrifft, so wäre indeß der Einfluß dieses Faktors nicht nur nicht durchgreifend, sondern sogar in verschiedenen Fällen entgegengesetzt. Möglich wäre es ferner, daß auch der fördernde Einfluß des Lichtes auf die Ausbildung von Chromoplasten auf eine Steigerung der Transpiration zurückzuführen ist.

[1]) Auch in den Blüten und Früchten ist die Ausbildung der Chromoplasten vom Licht unabhängig; siehe darüber Schimper (8, S. 162).

[2]) Gentner (3) behauptet, daß bei den von ihm untersuchten *Selaginella*-Arten (unter denen sich auch *S. laevigata* befindet) zur Rötung grüner Sprosse Sonnenlicht mit Trockenheit zusammenwirken müsse. Ich habe aber *Selaginella laevigata* sowohl im feuchtschattigen Urwald bei Buitenzorg, wie auch im Farnhaus in Kew, wo es ebenfalls weder sonnig noch trocken zu sein pflegt, mit roten Stengeln und Wurzelträgern gefunden.

Wenn wir nun das zusammenfassen, was wir über die Bedingungen der Bildung von Chromoplasten in vegetativen Organen wissen, so ist klar, daß eine allgemeine und greifbare Ursache dieser Erscheinung sich nicht feststellen läßt. Die erörterten äußeren Faktoren können die Erscheinung beeinflussen, können aber auch ohne Einfluß auf sie sein; und wo ein Einfluß vorhanden ist, kann derselbe seinem Sinn nach wechseln. Das gleiche gilt auch von den der Untersuchung zugänglichen inneren Faktoren, wie systematische Stellung, morphologische Natur der Organe, Natur der Gewebe und Zellen und Lage derselben im Organ, endlich von dem Alter (Entwicklungsstadium). Man kann allgemein nur sagen, daß die Ursache der Chromoplastenbildung in gewissen, uns noch ganz unverständlichen spezifischen und lokalen Befähigungen beruhen muß, deren Realisation von einer Reihe von Faktoren, inneren wie äußeren, abhängig sein resp. quantitativ beeinflußt werden kann. Zu den inneren Faktoren gehören, außer den soeben genannten, z. B. die besonderen Bedingungen, welche im Drüsengewebe (Nektarien, Hydathoden) gegeben sind, ferner diejenigen, durch welche sich die morphologisch oberen Blätter eines Triebes von den übrigen, oder die bei *Brexia serrata* aus der Stammbasis hervorbrechenden Schößlinge sich von den Zweigen der Krone unterscheiden. Zu den äußeren Faktoren, deren Mitwirkung notwendig oder förderlich sein kann, aber nicht immer zu sein braucht, gehören häufig ein gewisses Ausmaß von Licht, vielleicht auch der Transpiration, manchmal auch pathologische Eingriffe verschiedener Art, zu denen auch der Einfluß von Symbionten (Mykorrhiza-Pilz) gerechnet werden kann.

VIII. Die Funktion der Chromoplasten.

Wir haben festgestellt (Kap. IV), daß die Chromoplasten sehr häufig Stärke zu bilden vermögen [1]), und zwar in eventuell reichlichem Maße; vielleicht haben sie diese Fähigkeit stets, obwohl sie begreiflicherweise nicht immer in die Erscheinung tritt. Das ist

[1]) Das hat schon Schimper (8, S. 106) angegeben, welcher dabei wohl nur die Wurzel von *Daucus Carota* und allenfalls noch chlorophyllfreie Saprophyten im Auge gehabt haben kann. Später hat Winkler (12) nachgewiesen, daß auch die Chromoplasten der Blüten und Früchte oft Stärke aus dargebotenem Zucker zu bilden vermögen.

auch keineswegs überraschend, ja so gut wie selbstverständlich, da ja die Chromoplasten ein plasmatisches Stroma haben und sich von den Leukoplasten nur durch die Anwesenheit der eingeschlossenen Grana (ja zuweilen nur durch die Farbe derselben, worüber weiter unten) unterscheiden. Allerdings dürfte in den Fällen, wo die Chromoplasten ganz von sehr dicht gelagerten Granis ausgefüllt erscheinen, die Masse ihres Stromas und damit dessen Fähigkeit zur Stärkebildung nicht unwesentlich vermindert sein.

Ebenso selbstverständlich ist es wohl, daß da, wo das Stroma der Chromoplasten einen merklichen Chlorophyllgehalt aufweist, auch die Fähigkeit zur Photosynthese in entsprechendem Grade anzunehmen ist. Da aber mit der Vertretung der Chloroplasten durch Chromoplasten, resp. mit der häufig beobachteten direkten Umwandlung der ersteren in letztere, eine sehr bedeutende Abnahme des Chlorophyllgehalts und sehr oft ein vollständiger Schwund desselben verbunden ist, so dürfte hiebei die Fähigkeit der betr. Organe zur Photosynthese eine wesentliche Einbuße erleiden; man hätte also diese Umwandlung in physiologischer Hinsicht als eine Art Degeneration aufzufassen. Freilich finden sich Chromoplasten in größerer Menge fast nur in für die Photosynthese ohnehin nebensächlichen Organen, wie Stengel, Blattstiele, Blattrippen, — in Blattspreiten dagegen während ihres voll funktionsfähigen Alters nur ausnahmsweise und fast nie in ihrer ganzen Dicke, so daß die Pflanze durch diese Degeneration keine erhebliche Einbuße erleidet; es ist gewissermaßen ein Luxus, den sie sich erlauben kann.

Nun gibt es aber doch Fälle, wo der Ersatz der Chloroplasten durch Chromoplasten in solchem Umfange stattfindet, daß dies für die Kohlenstoffernährung der Pflanze nicht gleichgültig sein kann. So in den Blattstielen der gelben Form von *Cocos* (32) im Vergleich mit ihrer grünen Form; hier mag das freilich noch ziemlich geringe Bedeutung haben. Ferner im Stengel der gelben Form von *Cassytha* (74); das ist zwar ein Parasit, aber bei der grünen Form ist der Stengel so chlorophyllreich, daß die autotrophe Ernährung sicherlich eine nicht zu kleine Rolle spielen muß. Bei dem ganz blattlosen *Viscum angulatum* (69, *A*) können gerade in den sonst photosynthetisch wirksamsten, flachen Internodien die Chloroplasten gänzlich durch anscheinend vollkommen chlorophyllfreie Chromoplasten vertreten sein. Bei *Dischidia albida* (96) ist, bei der Spärlichkeit, Kleinheit und blassen Färbung der Blätter, der ziemlich

dicke Stengel assimilatorisch wohl gewiß nicht bedeutungslos, wofern er Chlorophyll enthält; nun scheinen aber bei den gelbstengeligen Exemplaren die Chromoplasten eventuell durchweg ganz chlorophyllfrei zu sein. Am weitesten geht aber die Sache bei einigen *Selaginella*-Arten, wo die Rotfärbung unter Umständen auch sämtliche Blätter ergreifen kann; diese sind zwar nie ganz chlorophyllfrei, da sie wenigstens partiell Intermediärplastiden mit merklich grünem Stroma führen; wohl aber muß die Reduktion der Chlorophyllmenge gegenüber grünen Exemplaren eine kolossale sein. — Bei derartigen Objekten drängt sich unwillkürlich die Frage auf, ob die Chromoplasten auch ohne Chlorophyllgehalt nicht doch eine gewisse Befähigung zur Photosynthese haben sollten? Ich muß gestehen, daß ich mich zu dieser Annahme sehr skeptisch verhalte, denn es erscheint mir wenig plausibel, daß ein Farbstoff, welcher nicht das plasmatische Stroma innig durchtränkt, sondern auf mikroskopisch sichtbare, oft relativ grobe Einschlüsse beschränkt ist, photochemisch wirksam sein kann. A limine kann man aber obige Frage doch wohl nicht abweisen, denn experimentell ist die Unfähigkeit lebender Chromoplasten zur Kohlensäurezersetzung meines Wissens nicht genügend sichergestellt[1]; und selbst wenn sie für Chromoplasten von Blüten oder Früchten sichergestellt wäre, so wäre das noch nicht absolut beweisend für „vegetative" Chromo-

[1]) In einer mir erst während des Druckes zugänglich gewordenen Arbeit von Josopait („Über die photosynthetische Assimilationstätigkeit einiger chlorophyllfreier Chromatophoren", Dissertation, Basel, 1900) will der Verf. sogar die Befähigung der Chromoplasten zur Kohlensäurezersetzung in einigen Fällen direkt (mittels der Bakterienmethode) nachgewiesen haben. So namentlich deutlich bei den roten fertilen Sprossen von *Equisetum arvense* (allerdings war die Bewegung und Ansammlung der Bakterien um Schnitte aus dem chromoplastenführenden Teil viel geringer als um solche aus dem grünen Teil in der Nähe der Schilder); in geringerem Grade auch bei *Orobanche spec.* und *Neottia nidus avis*. Dazu muß ich aber bemerken, daß nach meiner Erfahrung die Chromoplasten in roten Sprossen von *Equisetum arvense*, wenigstens zum Teil, nicht chlorophyllfrei sind, wodurch die Beweiskraft des Versuches für diesen Fall vernichtet wird. Negative Resultate erhielt der Verf. mit den Chromoplasten von Blüten (*Tropaeolum majus* u. a.), positive hingegen wieder mit denen junger Wurzeln von *Daucus Carota* und der Früchte von *Solanum Lycopersicum*. Da in beiden letzteren Fällen der Farbstoff in Form von relativ groben Kristallen vorhanden ist, so erscheint mir dieses Ergebnis (falls nicht etwa wieder ein Chlorophyllgehalt des Stromas mitspielt) höchst verdächtig, und ich glaube, daß die ganze Frage in kritischerer Weise nachuntersucht werden müsste.

plasten, welche ja zweifellos lebensfähiger sind als jene. Ich trug mich daher mit der Absicht, obige Frage experimentell zu prüfen. Ausführen konnte ich das leider aus verschiedenen Gründen nicht, von denen der wichtigste die Schwierigkeit ist, ein hierfür ganz geeignetes Objekt zu finden. Es ist nämlich bei den in Betracht kommenden Objekten a priori nur eine schwache Kohlensäurezersetzung zu erwarten, so daß das Ergebnis vielleicht die Fehlergrenzen der Methode nicht oder kaum übersteigen würde, und eine solche geringe Kohlensäurezersetzung könnte vielleicht auf beigemengtes Chlorophyll zurückzuführen sein. Um also in der Beurteilung des Ergebnisses sicher gehen zu können, hielt ich es für erforderlich, erstens mit einem Objekt zu arbeiten, welches nachweislich kein Chlorophyll oder doch nur ganz geringe Spuren davon enthält, und zweitens den Versuch parallel mit einem chromoplastenführenden und einem sonst ganz gleichen, aber grünen Organ auszuführen, um einen Maßstab für die bei dem gegebenen Objekt unter den gegebenen Bedingungen mögliche Größe der CO_2-Zersetzung zu haben. Ein diesen Bedingungen genügendes Objekt stand mir aber nicht zur Verfügung. Obgleich ich somit die gestellte Frage offen lassen muß, hielt ich es doch nicht für überflüssig, auf sie wenigstens aufmerksam zu machen[1]).

In rein physiologischer Hinsicht bringt also die Ausbildung von Chromoplasten in vegetativen Organen der Pflanze im besten Falle keinen oder doch keinen für sie wesentlichen Schaden; von einem Nutzen kann nicht die Rede sein. Ist nun aber vielleicht ein ökologischer Nutzen vorhanden, wie bei den Chromoplasten der Blüten und Früchte? Die gleiche ökologische Funktion, welche den letzteren zugeschrieben wird, nämlich die Anlockung von Tieren, welche der Pflanze irgendwie Dienste leisten, ist bei den Chromoplasten vegetativer Organe wohl vollkommen ausgeschlossen, wenigstens finde ich in keinem einzigen Fall auch die geringsten Anhaltspunkte dafür und ebensowenig für einen etwaigen Schutz gegen Tierfraß. Möglich wäre hingegen ein Schutz des Chlorophylls gegen zu starkes Licht; doch auch daran ist nur in den Fällen zu denken, wo

[1]) Gentner (3) hat dieselbe Frage für seine roten Selaginellen kurzer Hand in positivem Sinne beantwortet, ohne auch nur zu untersuchen, ob denn die roten Plastiden wirklich chlorophyllfrei sind. Ja er versteigt sich sogar zu der Behauptung, daß das Karotin dem Chlorophyll chemisch nahe verwandt sein müsse.

die Ausbildung von Chromoplasten in den peripherischen Geweben durch das Licht bedingt oder begünstigt wird, während die inneren Partieen der Organe grün bleiben, nicht aber in denjenigen Fällen, wo Chromoplasten im ganzen Organ gleichmäßig oder vorwiegend in dessen inneren oder sonst schwächer beleuchteten Partieen vorhanden sind, ferner wo das Licht sich ohne Einfluß erweist, oder wo Chromoplasten in gar nicht oder sehr schwach beleuchteten Organen vorkommen. In allen diesen Fällen, welche zusammengenommen jedenfalls in der Mehrzahl sind, bringen die „vegetativen“ Chromoplasten, soweit ich sehen kann, auch in indirekter, ökologischer Hinsicht der Pflanze keinerlei Nutzen. Vielleicht werden sie aber gewissen Zweckmäßigkeitsschwärmern Nutzen bringen, indem sie dazu beitragen, ihnen die Augen darüber zu öffnen, daß es in der Pflanzenwelt manche Erscheinungen gibt, welche offenbar keinen „Zweck“ haben und im besten Fall unschädlich sind.

IX. Das Verhältnis der Chromoplasten zu den übrigen Plastiden.

Die Chromoplasten nahmen bisher eine gewisse Sonderstellung unter den Plastiden ein, und zwar aus zwei Gründen. Erstens wegen ihrer eng beschränkten Verbreitung (fast ausschließlich in Blüten und Früchten); zweitens, weil man der Ansicht war, daß Chromoplasten zwar aus Leuko- und Chloroplasten hervorgehen, sich aber ihrerseits in andere Arten von Plastiden nicht umzuwandeln vermögen [1]); sie galten daher als ein Endprodukt der Plastiden-Metamorphose. Nun hat sich erstens herausgestellt, daß Chromoplasten auch in vegetativen Organen recht verbreitet sind. Zweitens habe ich gezeigt (Kap. VI), daß in der Plastiden-Entwicklung Chromoplasten und Intermediärplastiden auch das Primäre sein und sich in Chloroplasten, seltener auch in Leukoplasten umwandeln können; schon in sehr jungen Organen, ja selbst im Vegetationspunkt können sich Chromoplasten als einzige Vertreter der Plastiden vorfinden. Beide Gründe für die Sonderstellung der Chromo-

[1]) Nur ein Fall der Umwandlung von Chromoplasten war bekannt, nämlich die im Frühling stattfindende Rückumwandlung der Chromoplasten der im Winter verfärbten Koniferenblätter in Chloroplasten; dieser etwas eigenartige Fall wurde aber nicht als Ausnahme von der Regel geltend gemacht.

plasten fallen somit fort, und die Chromoplasten erweisen sich als mit den Chloro- und Leukoplasten morphologisch gleichwertig.

Trotz ihrer genetischen und sonstigen Beziehungen zueinander hielt man die drei Arten von Plastiden für im ausgebildeten Zustande scharf voneinander abgegrenzte Gebilde. Als eines der wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung erscheint in meinen Augen der Nachweis, daß eine solche Grenze nicht existiert. In Kap. IV ist gezeigt worden, daß es zwischen den Chloroplasten und Chromoplasten nicht nur keine scharfe, sondern überhaupt keine Grenze gibt; die Intermediärplastiden mit grünem Stroma und farbigen Granis vereinigen die Merkmale beider in annähernd gleichem Maße und sind ihrerseits mit den beiden Extremen (den „reinen" Chloro- und Chromoplasten) verbunden einerseits durch Chloroplasten mit nur wenigen kleinen Granis, anderseits durch Chromoplasten mit ganz blaß grünlichem Stroma. Bisher war meines Wissens nur ein Fall von derartigen Übergangs-Plastiden bekannt, nämlich die von Schimper (8, S. 163) beobachteten grünen Plastiden mit roten Tröpfchen an der besonnten Seite der Lufwurzeln von *Hartwegia comosa*, ohne daß jedoch Schimper diesen Fall zu allgemeineren Schlüssen verwertet hätte; jetzt sehen wir, daß solche Übergänge relativ recht häufig sind. In demselben Kapitel habe ich ferner darauf hingewiesen, daß auch zwischen Leukoplasten und Chromoplasten alle Übergänge vorkommen. Daß auch kleine, blasse Chloroplasten resp. Leukoplasten mit geringem Chlorophyllgehalt recht verbreitet sind, ist wohl nichts Neues, nur wurde nicht hervorgehoben, daß solche Gebilde Verbindungsglieder zwischen typischen Chloroplasten und typischen Leukoplasten sind. Endlich habe ich Fälle angeführt, in denen die Plastiden die Merkmale aller drei Kategorieen (in abgeschwächtem Grade) in sich vereinigen. So bilden denn alle Plastiden auch in ihrem fertig ausgebildeten Zustande eine ununterbrochene Reihe, und die typischen Chloroplasten, Leukoplasten und Chromoplasten sind nur die extremen Endglieder derselben.

Bekanntlich pflegen grüne Pflanzenteile eine gewisse Menge Karotin zu enthalten; und obwohl nicht streng erwiesen, ist es doch höchst wahrscheinlich, daß dieses Karotin neben dem Chlorophyll in den Chloroplasten lokalisiert ist. Andererseits haben wir nun gesehen, daß die Chromoplasten häufig ein wenig Chlorophyll enthalten, und selbst in den Fällen, wo dessen Anwesenheit sich

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

TABLE DES MATIÈRES.

Mars 1912.

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (*A*) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, a Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (*B*) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série *A* . . . 8 K; Série *B* . . . 10 K.

Les livraisons du «*Bulletin International*» se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie «Spółka Wydawnicza Polska» Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 5 K 80 h.

N° 4 *B.* AVRIL 1912

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER
DER
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1912

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR

S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR: *Vacat.*

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,

b) Classe d'Histoire et de Philosophie,

c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Académie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński**,
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

13 czerwca 1912.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1912 — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

mikroskopisch nicht nachweisen ließ, zeigte die spektroskopische Untersuchung doch eine Spur Chlorophyll an. Damit erweist sich der auffallendste Unterschied zwischen Chromoplasten und Chloroplasten, nämlich der Unterschied in ihrer Färbung, als ein bloß quantitativer: die Farbstoffe sind in beiden Arten von Plastiden dieselben, verschieden ist nur ihr Mengenverhältnis [1]).

Eine weitere Übereinstimmung will Schimper (8, S. 152 ff.) in der feineren Struktur der Chromoplasten und Chloroplasten festgestellt haben. Er behauptet, daß auch bei den letzteren der Farbstoff in Tropfenform („von einer grünen zähflüssigen Substanz erfüllten Vakuolen") einem farblosen Stroma eingelagert ist; nur seien hier die Grana stets dicht gedrängt und daher schwieriger zu sehen als in den Chromoplasten; immerhin spricht Schimper von „sehr deutlichen Grana in den Chloroplasten aller Pteridophyten und Phanerogamen". — In dieser Hinsicht stimmen nun meine Beobachtungen mit denen Schimper's nicht überein. Nur ein einziges Mal, nämlich im Blattgelenk einer *Maranta spec.* (nicht derjenigen, welche im Speziellen Teil unter Nr. 48 beschrieben ist), glaube ich in den Chloroplasten grüne Grana gesehen zu haben; sonst erschien mir stets, auch unter so günstigen Bedingungen, wie sie eine gute Ölimmersion bei gutem Licht und geöffnetem Abbe bietet, das Stroma homogen grün gefärbt. Freilich waren meine Beobachtungen nicht speziell auf die feinere Struktur der Chloroplasten gerichtet, auch betrafen sie nicht die gleichen Pflanzen, welche Schimper untersucht hat; und es wäre gewiß gewagt, ohne genaue Nachuntersuchung den bestimmten Angaben eines Forschers von dem Range Schimper's zu widersprechen. Es gibt aber Gründe, welche zu einer gewissen Skepsis gegenüber seiner Angabe berechtigen. Es sei daran erinnert, daß auf dem schwierigen Gebiet der feinsten Strukturen plasmatischer Gebilde auch sorgfältige Beobachter sich manchmal durch vorgefaßte Meinungen haben verleiten lassen, Dinge zu sehen, welche nicht vorhanden sind; hat man doch Centrosomen und Centrosphären nicht nur gesehen, sondern nach mikroskopischen Präparaten in deutlichster Weise gezeichnet, und zwar bei Objekten, wo jetzt deren Abwesenheit als sicher gilt. Spe-

[1]) Die anderen gelben Begleitfarbstoffe des Chlorophylls lasse ich hier außer acht, erinnere aber daran, daß auch in nur Chromoplasten führenden Organen neben einem Karotin noch ein zweiter gelber Farbstoff gefunden wurde (Kap. V).

ziell in den Chloroplasten haben verschiedene Forscher die allerverschiedensten feineren Strukturen gesehen zu haben behauptet. Schimper war in dieser Hinsicht gewiß nicht ganz unbefangen, denn der leitende Gedanke seiner Arbeit war die Durchführung der Homologie der verschiedenen Arten von Plastiden. Übrigens lauten seine Angaben keineswegs immer gleich bestimmt; so heißt es S. 152: „...daß dieselben (die Chloroplasten) höchst wahrscheinlich ganz genau die gleiche Struktur besitzen wie die Chromoplasten, ohne dieselbe jedoch... in so evidenter Weise erkennen zu lassen“, und S. 153/4: „Viel schwieriger ist die Entscheidung der Frage, ob das Stroma ganz farblos ist oder nicht; ersteres ist mir nach der optischen Erscheinung sowie nach der Analogie mit den Chromoplasten bei weitem das Wahrscheinlichere“. Endlich zeigen die einzigen Figuren, welche Schimper von der feineren Struktur der Chloroplasten gibt (Taf. III, 13, 21), nicht grüne Grana in farblosem Stroma, sondern dunkle Grana in homogen grüner Grundmasse; und in Taf. III. Fig. 20, welche die Intermediärplastiden von *Hartwegia* darstellt, sind rote Grana in homogener grüner Grundmasse zu sehen, ganz entsprechend meinen Beobachtungen an analogen Objekten.

Ich glaube daher, es bis auf weiteres für wahrscheinlich halten zu dürfen, daß grüne Grana in Chloroplasten eine exzeptionelle, vielleicht abnorme Erscheinung sind, während in der Regel das Stroma gleichmäßig von Chlorophyll durchtränkt ist. Sollte es sich aber doch bestätigen, daß das Chlorophyll allgemein nicht homogen im Stroma verteilt, sondern an distinkte Tröpfchen gebunden ist, so glaube ich soviel mit Bestimmtheit behaupten zu können, daß diese Tröpfchen von anderer Größenordnung und anderer Beschaffenheit sein müßten, als die karotinführenden Tröpfchen der Chromoplasten. Denn wo Karotin und Chlorophyll in derselben Plastide in größeren Mengen nebeneinander vorkommen, ist ersteres an mikroskopisch deutlich sichtbare Tröpfchen gebunden, letzteres aber nicht, die sichtbaren Tröpfchen vermögen also nur das Karotin, nicht aber das Chlorophyll in sich aufzuspeichern. Mit diesem Resultat der mikroskopischen Beobachtung steht auch die Tatsache in bestem Einklang, daß reiner Petroläther wohl das Karotin, nicht aber das Chlorophyll aus den Organen auszieht (obwohl das Chlorophyll darin löslich ist), was Tswett (**10**, S. 319) bekanntlich dadurch erklärt, daß das Chlorophyll, nicht aber das Karotin, sich

in den Plastiden in adsorbiertem Zustand befindet. Dieses Verhalten spricht entschieden dafür, daß das Chlorophyll in innigem Zusammenhang mit dem plasmatischen Stroma der Plastiden steht[1]), während das beim Karotin nicht der Fall ist.

Die ungleiche Lokalisation der Farbstoffe in den Chromoplasten und Chloroplasten ist demnach nicht in einer Differenz der feineren Struktur der Plastiden begründet, sondern nur in den verschiedenen physikalischen Eigenschaften ihrer dominierenden Farbstoffe. Wenn Chromoplasten neben Karotin auch mikroskopisch sichtbare Mengen von Chlorophyll enthalten, so verhält sich dieses in ihnen gerade so wie in Chloroplasten. Die von Schimper verteidigte Homologie der Chromo- und Chloroplasten läßt also auch in Bezug auf die Lokalisation der Farbstoffe nichts zu wünschen übrig, nur ist die Gleichheit nicht in der Richtung zu suchen, in welcher Schimper sie suchen zu müssen glaubte.

Aber auch die Tröpfchen einer vermutlich ölartigen Substanz, welche in den Chromoplasten das Karotin in sich aufspeichern, bilden keine ausschließliche Eigentümlichkeit der Chromoplasten. Es wurde schon erwähnt, daß auch in scheinbar ganz grünen Chloroplasten gelbe Grana von gleicher Beschaffenheit wie in Chromoplasten vorkommen können; zwar habe ich das nur in wenigen Fällen, gewissermaßen zufällig, beobachtet, aber die Erscheinung dürfte sich vielleicht als verbreitet herausstellen, wenn man speziell auf sie achten würde. Hier muß ich nun noch eine weitere, bisher noch nicht besprochene Erscheinung anführen. Bei einer Reihe von Objekten habe ich in den Chloroplasten oder Leukoplasten Tröpfchen beobachtet, von ebensolcher Größe und Beschaffenheit wie die farbigen Grana in den Chromoplasten derselben Pflanzen und ihnen offenbar entsprechend, aber farblos[2]). Ich habe das bei folgenden Pflanzen gesehen (soweit nicht anders gesagt, bezieht sich die Beobachtung auf die Chloroplasten in der Nachbarschaft der chro-

[1]) Auch Tswett (a. a. O., sowie schon 1901 in einer in russischer Sprache publizierten Arbeit) schließt aus dem besprochenen Verhalten, daß das Chlorophyll in den Chloroplasten nicht in Form distinkter Grana enthalten sein kann.

[2]) Diese farblosen Tröpfchen dürften verschieden sein von den „ölartigen Einschlüssen", welche nach Schimper (8, S. 178 ff.) in den Chloro- und Leukoplasten der Phanerogamen allgemein verbreitet sind, aber erst in alternden Organen auftreten; denn diese Einschlüsse sind auch in Chromoplasten — wo sie Schimper (S. 186) allerdings nur zweimal gefunden hat — farblos, also offenbar nicht befähigt, Karotin in sich aufzuspeichern.

moplastenführenden Gewebepartieen): *Botrychium* (1, *a*) in der Epidermis des Blattstieles; *Stevensonia* (33), Blattrand (*b*) und Leukoplasten in der Epidermis der Blattmittelrippe (*a*); *Grammatophyllum* (55), grüner Basalteil des Blattes; *Vanilla Walkeriae* (60, *c*), an der Schattenseite der unteren Internodien; eine unbenannte Lauracee (73), Blattlamina (hier entsprechend den gelben Granis in den Chloroplasten des Blattstiels); *Croton* (86), Schattenseite des Stengels; *Dischidia Rafflesiana* (97), Kannen; *Dischidia Gaudichaudii* (98), Stengel; *Alsomitra* (104), Leukoplasten der peripherischen Zellschichten des Blattstiels. Der Übergang von den Chromoplasten zu den benachbarten reinen Chloro- resp. Leukoplasten erfolgt in diesen Fällen nicht (oder nicht nur) durch Abnahme der Zahl und Größe der Grana, sondern durch graduelle Abnahme des Pigments in ihnen, so daß die Homologie der Tröpfchen in beiden augenscheinlich ist. Leider habe ich auf die Erscheinung nicht speziell geachtet, sondern sie nur gelegentlich bei Untersuchung der Chromoplasten und Übergangsgebilde bemerkt; ich weiß daher nicht, wie groß die Verbreitung dieser farblosen Grana in Chloro- und Leukoplasten ist, und kann auch nicht einmal sagen, ob sie bei denjenigen Pflanzen, wo ich sie gesehen habe, überall oder nur lokal vorkommen. Allgemein verbreitet sind sie vermutlich nicht. Aber auch wenn die Verbreitung solcher Gebilde sich als beschränkt erweisen sollte, so bildet ihr Vorkommen doch jedenfalls ein weiteres Bindeglied zwischen den Chromoplasten und den übrigen Plastiden.

SPEZIELLER TEIL.

[Der Vollständigkeit halber sind die (außereuropäischen) Objekte, für welche in der Literatur die Anwesenheit von Chromoplasten in vegetativen Organen angegeben wird, welche ich aber nicht selbst untersuchen konnte, ebenfalls kurz besprochen, aber nicht numeriert und die Familie in Klammern gestellt.

Das Zeichen * bedeutet, daß bei der betr. Pflanze die Karotinreaktion ausgeführt wurde, und zwar mit gutem Erfolg.

Hinter dem Namen der Pflanzen ist in Klammern ihre Herkunft angegeben.

Fälle bemerkenswerter Färbungen innerhalb derselben Gattung oder Familie, welche nicht von Chromoplasten herrühren, sind in Anmerkungen besprochen].

I. Ophioglossaceae.

1) **Botrychium daucifolium* Wall. (Buitenzorg, Garten, in dem stark beschatteten Farnquartier). Blattstiel, Mittelrippe und Ränder der

geflügelten Rhachis, in geringerem Grade auch der basale Teil der Mittelrippe der Blättchen sind von unbestimmt grauer Farbe mit ganz schwach rötlichem Anflug.

a) Blattstiel. Im Querschnitt erscheint makroskopisch das innere Gewebe grünlich, ein schmaler peripherischer Streif ringsum bräunlich rot. Bei schwächerer Vergrößerung sieht man in den 3—5 peripherischen, kleinerzelligen Rindenschichten sehr in die Augen fallende, runde, dunkle Plastiden, fast schwarz mit rötlichem Ton, welche nach dem inneren Gewebe hin durch schmutziggrüne in rein grüne Chloroplasten übergehen. Bei Immersion erweisen sich die peripherischen Gebilde als ein sehr klarer und schöner Fall von Intermediärplastiden: sie haben ein sehr deutlich grünes Stroma mit vielen großen, dunkel bräunlichroten Granis, welche dicht gelagert und im ganzen Stroma ziemlich gleichmäßig verteilt sind, doch meist am Rande grüne Stellen freilassen. Die Grana erscheinen als unregelmäßig eckige Körner, welche aber wahrscheinlich aus dicht zusammengehäuften kleinen Tröpfchen bestehen, da in verquollenen Plastiden nur solche zu sehen sind. Die Plastiden sind kugelig oder elliptisch und ungewöhnlich groß, die größten erreichen $15·7 \times 11·5\ \mu$; dementsprechend erreichen auch die Grana hier solche Dimensionen, wie die ganzen Plastiden mancher anderer Objekte. Die schmutziggrünen Plastiden der inneren Rindenschichten enthalten weniger zahlreiche und heller gefärbte (orange resp. hellorange) Grana; das übrige Gewebe führt reine Chloroplasten ohne farbige Einschlüsse.

In der Epidermis sind die Intermediärplastiden erheblich kleiner als in der Rinde und heller gefärbt; die Farbe der ebenfalls kleineren Grana schwankt von intensiv orange bis blaßorange, die letzteren sind nur noch schwer von dem hellgrünen Stroma zu unterscheiden. Zellen mit dunkleren und solche mit helleren Granis liegen regellos durcheinander, einzelne Zellen dazwischen haben auch reine, hellgrüne Chloroplasten, welche farblose Grana von gleicher Größe wie die gefärbten Grana der Intermediärplastiden zu enthalten scheinen.

b) Rhachis-Mittelrippe. In der Epidermis anscheinend reine Chloroplasten, in ein paar subepidermalen Schichten Intermediärplastiden wie im Blattstiel, an der Oberseite auch ebenso groß wie dort, an der Unterseite beträchtlich kleiner.

c) Lamina. Im allgemeinen reine Chloroplasten, welche auch

in der Epidermis groß und tiefgrün sind. Aber stellenweise enthalten diejenigen Epidermiszellen, welche direkt an die Schließzellen der Spaltöffnungen grenzen, Intermediärplastiden mit mehr oder weniger zahlreichen orangen Granis. In einigen Blattpartieen ist das in der Regel in allen die Stomata umgebenden Epidermiszellen der Fall, und Stomata ohne solchen farbigen Hof kommen kaum vor; in anderen Blattpartieen fehlen hingegen Grana an den entsprechenden Stellen meist ganz und finden sich nur zuweilen in einzelnen der an Stomata grenzenden Zellen. Die Schließzellen selbst enthalten überall nur reine Chloroplasten.

II. Marsiliaceae.

2) **Marsilia spec.*[1]) (Buitenzorg, Garten, im Teich). Luftblätter (Schwimmblätter fehlen). Die Gelenke (Blättchenstiele) intensiv rot, besonders an der Oberseite; die einige *mm* lange Spitze des Blattstieles (soweit behaart) rötlich, die Färbung basalwärts allmählich schwindend; der äußerste Außenrand der Blättchen (nicht die Seitenränder) braun.

a) Gelenke. Die ganze Rinde inklusive Epidermis und Strangscheide, besonders reichlich in mehreren Schichten der Oberseite, enthält rote Chromoplasten mit je einigen Stärkekörnern. Relativ wenige ziemlich kleine Grana sind auf und zwischen den Stärkekörnern zerstreut; sie erscheinen bei mäßiger Vergrößerung (Seibert V) fast schwarz, bei Ölimmersion tief blutrot. Die Farbe des Stromas ist wegen der Stärkeeinschlüsse nicht ganz sicher erkennbar, scheint aber kaum grünlich zu sein; nur im inneren Strangparenchym, wo die Plastiden ebenfalls Stärke, aber z. T. keine roten Grana enthalten, ist ihr Grundton merklich grün.

b) Blattstielspitze. Ebenso, doch Chromoplasten nur im peripherischen Gewebe

c) Außenrand der Blättchen. Die makroskopische Braunfärbung rührt von gebräunten Membranen her; sie umfaßt nur die sehr schmale Zone, in welcher kein Chlorenchym vorhanden ist. Zugleich enthalten aber die Epidermiszellen der Oberseite in einem erheblich breiteren (über 1 *mm*) Randstreifen rote Chromoplasten,

[1]) Im Garten mit dem nicht existierenden Namen „*M. pirescens*" bezeichnet; Bestimmung war nicht möglich, da Pflanze steril.

wovon makroskopisch (auch an abgezogenen Epidermisstückchen) nichts zu sehen ist; auch in der unterseitigen Epidermis finden sich Chromoplasten, doch nur in wenigen Zellreihen vom Rande aus. Die Chromoplasten sind sehr klein, mit farblosem Stroma und winzigen roten Granis.

In der übrigen Epidermis finden sich ganz blaß grüne Leukoplasten oder vielmehr Mitteldinge zwischen Leuko- und Chloroplasten. Die Grenze der chromoplastenführenden Zone ist unregelmäßig, indem dieselbe stellenweise weiter nach innen reicht als sonst; auch finden sich nahe der Grenzregion kleine Inseln von chromoplastenführenden Zellen zwischen solchen mit Leukoplasten und ebenso umgekehrt. In der Grenzregion kommen einzelne Zellen mit Übergangsgebilden vor, d. i. mit Plastiden, die in dem blaßgrünen Stroma einzelne rote Grana enthalten; im allgemeinen ist aber der Übergang von Zellen mit Chromoplasten zu solchen mit Leukoplasten ein unvermittelter. Die Schließzellen der Stomata führen keine Chromoplasten, auch wo sie von chromoplastenführenden Zellen umgeben sind. — Das Chlorenchym ist rein grün, die Chloroplasten ohne rote Grana.

d) An dem jungen, noch wachsenden Blatt sind die nämlichen Teile rot gefärbt, der Randstreif der Blättchen mit chromoplastenführenden Epidermiszellen ist z. T. erheblich breiter als am erwachsenen Blatt.

3) *Marsilia quadrifolia* (daselbst). Luft- und Schwimmblätter. Beim Luftblatt nur ein kurzes Ende des Blattstiels, beim Schwimmblatt die Gelenke und ein längerer Oberteil des Blattstiels mehr oder weniger schwach rosa gefärbt. In diesen Partieen enthalten die Plastiden wenige und kleine rote Grana.

Der schmale Außenrand der Blättchen ist bei beiderlei Blättern nicht braun, wie bei Nr. 2, sondern schwach rot gefärbt. Hier enthalten nicht nur beide Epidermen, sondern auch das Chlorenchym in mehreren randständigen Schichten rote Chromoplasten.

Bei dem Schwimmblatt (nicht bei dem Luftblatt) enthält überdies die unterseitige Epidermis in der ganzen Ausdehnung der Blättchen kleine Plastiden mit farblosem Stroma und wenigen roten Granis, und auch die Chloroplasten in mindestens einer subepidermalen Schicht des Schwammparenchyms führen relativ noch spärlichere rote Grana; es sind hier also Übergangsgebilde einerseits

zwischen Leuko- und Chromoplasten, anderseits zwischen Chloro- und Chromoplasten vorhanden. Makroskopisch verleiht das der Blättchenunterseite keinen merklichen roten Ton. In den blaßgrünen Plastiden der oberseitigen Epidermis wie auch im oberseitigen Chlorenchym fehlen rote Grana durchaus, abgesehen von dem Randstreif.

4) *Marsilia minuta* (in der Umgebung von Buitenzorg wild wachsend) hat höchstens einen ganz schwach rötlichen Anflug in den Gelenken und an der Spitze des Blattstiels. Ich konstatierte die Anwesenheit spärlicher, kleiner, roter Grana in der Blattstielspitze sowie in dem (makroskopisch nicht geröteten) Außenrand der Blättchen.

III. Lycopodiaceae.

5) **Lycopodium Phlegmaria* (bei Buitenzorg wildwachsend, epiphytisch)

a) Die erwachsenen Stegel sind blaßgelblich[1]). Im Querschnitt hat makroskopisch nur das innere Rindengewebe um die Stele herum diese Farbe, das übrige Gewebe erscheint farblos. Jedoch enthält das gesamte Parenchym, mit Einschluß der Epidermis und des Strangparenchyms, gelbe Chromoplasten, nur sind dieselben in den farblos erscheinenden Partieen spärlicher und blasser. Die Chromoplasten sind sehr klein; nur unter sehr günstigen Bedingungen sind winzige gelbe Grana und ein völlig farbloses Stroma zu unterscheiden. Chlorophyll fehlt im ganzen Organ durchaus.

b) Jüngere, noch wachsende Stengelteile erscheinen ganz farblos, sie enthalten aber Chromoplasten an denselben Stellen wie *a)*, nur sind sie hier spärlicher, noch kleiner und blasser.

c) Die Blätter sind meist blaßgrün, oft aber, auch an noch wachsenden Trieben, oberseits mehr oder weniger gelb, bis intensiv goldgelb; verschiedene Triebe desselben Exemplars, gleich alt und gleich lang, verhalten sich in Bezug auf die Farbe der Blätter verschieden. Bei den stark gelb gefärbten Blättern enthält das ganze Gewebe der Oberseite, mit Einschluß der Epidermis, intensiv gelbe Chromoplasten, welche größer sind und deutlichere, größere

[1]) Der basale Teil mancher (nicht aller) Triebe ist mehr oder weniger dunkelbraun; dies rührt her von einer Färbung der Interzellularsubstanz des peripherischen dickwandigen Gewebes.

Grana in dem anscheinend völlig farblosen Stroma führen als im Stamm. Das unterseitige Gewebe enthält Chloroplasten ohne gelbe Grana, die Epidermis Leukoplasten.

d) Die Wurzeln (in Humus-Ansammlungen verborgen, also bei völligem Lichtabschluß wachsend) sind ziemlich stark gelb bis braungelb gefärbt. Sie enthalten zahlreiche Chromoplasten in der Epiderm s und in den 1—2 dünnwandigen peripherischen Rindenschichten, weniger in dem inneren dickwandigen Rindengewebe [1]).

IV. Psilotaceae.

6) **Psilotum triquetrum* (Buitenzorg, Garten, im Gewächshaus in hängendem Kästchen kultiviert). Untersucht wurde ein horizontal hervorwachsender junger Sproß.

a) Der basale Teil des Stengels schwach gelblich angelaufen, an der Oberseite stärker. Die Plastiden in der Epidermis (mit Einschluß der riesigen Spaltöffnungs-Schließzellen) sind gelbgrün, an der Oberseite fast rein hellgelb, hier auch in dem dünnen Rindengewebe gelbgrüne Plastiden. Sie enthalten gelbe Grana in mehr oder weniger grünlichem Stroma [2]).

b) Die kleinen Schuppenblättchen (7 Zellschichten dick, ohne Leitstrang und Stomata) sind ganz gelb und enthalten in allen Zellen Chromoplasten, welche schwer genauer zu untersuchen sind, da sie in Präparaten auch in anscheinend unverletzten Zellen sehr schnell verquellen. Sie scheinen zahlreiche winzige gelbe Grana in ganz farblosem Stroma zu haben.

[1]) Ähnlich wie bei *L. Phlegmaria* dürften sich die Stengel mancher anderer *Lycopodium*-Arten verhalten, denn Baker (1) gibt für eine ganze Reihe tropisch-asiatischer, südamerikanischer und australischer Spezies an „stems stramineous" (auch bei *L. Phlegmaria* heißt es „stems always stramineous"). Bei einigen Arten wird angegeben „stems bright red"; ob aber diese Färbung ebenfalls auf Chromoplasten zurückzuführen ist, erscheint zweifelhaft, denn die mennigrote Farbe des Stengels von *L. miniatum* (gesammelt auf dem Gipfel des Pangerango in West-Java) fand ich durch einen Membranfarbstoff bedingt. Die Färbung hat hier ihren Sitz in der Außenwand der Epidermiszellen, stellenweise in allen Wänden der Epidermis und der 1—2 subepidermalen Zellschichten, und zwar entweder in der ganzen Masse der Membran, oder nur in der Interzellularsubstanz.

Auch für die Blätter vieler Spezies gibt Baker Färbung an, aber nicht gelb, sondern rot: „grünrot", „grün oder rot", „rot überlaufen".

[2]) Auch das innere, den Zentralzylinder umgebende Gewebe ist an Schnitten gelblich, was aber von der Membranfärbung herrührt.

Ältere, reichlich fruktifizierende Sprosse desselben Exemplars waren ganz gelb, doch konnte das Altersvergilbung sein.

V. Selaginellaceae.

Unter den *Selaginella*-Arten ist eine mehr oder weniger ausgedehnte und mehr oder weniger intensive Rot- oder Braunfärbung verschiedener Organe (besonders des Stengels und der Wurzelträger, zuweilen aber auch der Blätter) eine sehr verbreitete Erscheinung. Nach meinen Erfahrungen sind diese Färbungen in den weitaus meisten Fällen durch rote Chromoplasten resp. durch Intermediärplastiden mit roten Granis und mehr oder weniger grünem Stroma hervorgerufen [1]). Wie häufig das Vorkommen solcher in der Gattung ist, zeigt der Umstand, daß ich unter den ziemlich vielen im Buitenzorger Garten kultivierten Selaginellen nur eine einzige (*S. grandis* Moore) gefunden habe, deren Plastiden in allen Organen frei von roten Granis waren. In den Farnhäusern in Kew waren die Arten, welche keine roten oder braunen Farben aufwiesen, in der Mehrzahl, doch stellte ich auch hier bei nicht weniger als 12 Spezies *(S. Willdenowii, Galeottii, Vogelii, flabellata, canaliculata, inaequalis, uncinata, rubella, Mettenii, plumosa, denticulata, Braunii)* das Vorkommen von Chromoplasten fest, wenn auch zuweilen nur an einzelnen Sprossen. Im einzelnen sind die Ver-

[1]) Die rote Färbung kann aber auch in den Membranen ihren Sitz haben, während die Plastiden rein grün sind. Hieronymus (5, S. 638—9) gibt dies für eine Reihe von Arten an (merkwürdigerweise ohne das weit häufigere Vorkommen von Chromoplasten auch nur zu erwähnen). Mir sind nur drei solche Fälle begegnet: Bei *S. haematodes* (Peradeniya und Kew) ist die untere aufrechte Partie des Hauptstengels dunkel blutrot, was von den rotgefärbten Membranen einer breiten Zone des peripherischen Gewebes (Epidermis und Sklerenchym) herrührt. Bei *S. erythropus* (Kew) sind die Blätter an dem aufrechten Hauptstengel und den kriechenden Ausläufern dunkelrot, an den Laubsprossen die Blattspitzen rot, ferner der Stengel selbst an der Basis rot angelaufen; überall rührt die Färbung von den Membranen her, an der Stengelbasis ist nur die Membran der Epidermis gefärbt. Endlich fand ich in dem dunkelroten Stengel von *S. Vogelii* (Kew) neben roten Chromoplasten auch eine blaßrötliche Färbung der Membranen des peripherischen Sklerenchyms.

Es gibt auch Namen *(S. chrysocaulos, chrysorrhiza, chrysoleuca)*, welche auf gelb gefärbte Organe schließen lassen. Derartige Selaginellen sind mir jedoch nicht begegnet, so daß es zweifelhaft bleibt, ob hier gefärbte Membranen oder gelbe Chromoplasten vorhanden sind.

hältnisse sehr variabel, weshalb eine Anzahl der untersuchten Arten näher besprochen werden muß[1]).

7) **Selaginella laevigata* Spr. (*S. Willdenowii* Baker), eine sehr große, dickstengelige, kletternde Spezies, die oft in europäischen Gewächshäusern kultiviert wird und auch hier einen auffallend roten Stengel haben kann (in Kew waren mehrere große Exemplare vorhanden und bei allen die Stengel in ganzer Ausdehnung rot). Näher untersucht habe ich Exemplare, die ich im Walde in der Nähe von Buitenzorg sammelte.

[1]) Molisch (7) fand bei einer Reihe von *Selaginella*-Arten, besonders bei *S. Pervilli* und *S. Wallichii*, rotbraune oder rote Chromoplasten in den Blättern, namentlich an den Zweigenden der vorjährigen Wedel im März bis Mai, ferner auch im Stamm und den Luftwurzeln. Bei *S. Pervilli*, wo der untere Teil des Stammes rotbraun ist, haben die Plastiden alle Farben von grün durch braun und rotbraun bis rubinrot; hier sah Molisch rote Kügelchen in einer Grundmasse, während die Verteilung des Farbstoffes in den Plastiden der Blätter unklar blieb. Mit Hilfe seiner Kali-Methode wies Molisch die Anwesenheit von Karotin nach. Besonders die ganz jungen Blätter sind nach Molisch stark rot, ältere schwächer, bei ganz alten ist aber die Rötung oft wieder sehr stark. Grüne Pflanzen, aus schwachem Licht ans Sonnenlicht gebracht, wurden nach einiger Zeit tief braunrot, bei Verdunkelung nach längerer Zeit wieder grün *(S. Pervilli, uncinata)*; andere Arten bleiben auch im Dunkeln wenigstens zum Teil rot. Bei jungen etiolierten Trieben von *S. Pervilli* findet auch im Dunkeln eine schwache Rotfärbung statt.

Nach Gentner (3) sollen bei *Selaginella laevigata* und *caesia* die normalerweise dunkelgrünen Chloroplasten der Blätter blaugrüne ölige Tropfen in einer helleren Grundsubstanz enthalten. Bei feucht und nicht sehr schattig gezogenen Pflanzen enthalten die Plastiden der ganz jungen Blätter ebensolche, nur kleinere rote Tropfen, welche bei der Weiterentwicklung der Blätter blaugrün werden. Grüne Pflanzen resp. Sprosse werden rot, wenn man sie der Sonne und zugleich trockener Luft aussetzt (eines von beiden allein soll nicht genügen). Solche trocken und hell kultivierte Pflanzen enthalten in allen Teilen nur rote Chromoplasten. Chlorophyll soll ihnen folglich ganz fehlen (diese Behauptung wird weiter durch nichts gestützt!); da sie trotzdem gut wachsen und Stärke bilden, so soll das Karotin ebensogut Kohlensäure zu assimilieren vermögen wie das Chlorophyll. Daraufhin macht der Verf. ziemlich naive Schlüsse über die chemische Verwandtschaft beider Farbstoffe.

Auch die europäische *S. helvetica* nimmt bei wochenlanger starker Beleuchtung und hochgradiger Trockenheit eine rote Färbung an. Auch findet bei ihr eine winterliche Rotfärbung der Chloroplasten statt, ebenso wie bei Koniferen und nach des Verfassers Beobachtungen auch bei *Hedera helix*, Alpenrosen und anderen „immergrünen" Pflanzen. Ob wohl der Verf. sich überzeugt hat, daß bei diesen die Rotfärbung nicht vom Zellsaft herrührt?

A) Die unter e Stengelpartie einer großen Pflanze in ganzer Ausdehnung bräunlichrot. Die Plastiden sind in der äußeren Rinde (inkl. Epidermis) rein rot, in der inneren Rinde, besonders um die Lakunen herum, sind die braun; nur in dem die Stränge direkt umgebenden Parenchym (innerhalb der Lakunen) finden sich kleine, rein grüne Chloroplasten. Bei den roten Plastiden ist das Stroma ganz farblos, bei den braunen hellgrün. Beide enthalten zahlreiche kleine, rein rote Grana, welche regellos und oft ungleichmäßig in dem ganzen Stroma verteilt sind; ihre Größe ist recht variabel, manchmal eine Anzahl der kleinsten dicht zusammengelagert.

B) Eine jüngere, ganze Pflanze wurde in allen ihren Teilen untersucht. Der Hauptstengel an der Basis braunrot, sonst grün, nur stellenweise rötlich angeflogen; mehr oder weniger braunrot sind ferner mehrere der Seitenzweige, besonders einige junge aus der Basis des Stengels hervorgesproßte Zweige, ferner die Wurzelträger.

a) Grüne Partie des Hauptstengels. Die Rinde rein grün (sie enthält reine Chloroplasten), aber das innere Gewebe um und zwischen den Strängen erscheint im Querschnitt schon makroskopisch braunrot und enthält Intermediärplastiden, an denen man bei Immersion ein blaßgrünes Stroma und zahlreiche äußerst feine, rote Grana erkennt, welche vorwiegend an der Peripherie der Plastiden gruppiert sind. Auch die Austrittsstellen der Blattspurstränge aus dem Stengel scheinen schon makroskopisch rotbraun durch; das sie umgebende Gewebe und besonders die Zellen der die Lakune durchquerenden Trabeculae führen zahlreiche braune Intermediärplastiden. Hier ist also die Rotfärbung an die Stränge gebunden, d. i. gerade umgekehrt wie bei *A)*.

b), c) Die braunroten Zweige und die Wurzelträger führen in der Rinde ebensolche Intermediärplastiden. Der Farbenton derselben ist lokal verschieden, und es ist unverkennbar, daß mit Zunahme der roten Grana die Menge des Chlorophylls im Stroma abnimmt.

d) Stengelblätter[1]. An den jungen, rotbraunen Zweigen sind auch die Blätter ebenso gefärbt und enthalten braune Intermediärplastiden, manchmal mit Ausnahme begrenzter Stellen und stets mit Ausnahme der Spaltöffnungs-Schließzellen, welche immer reine Chloroplasten führen. An einem älteren, rotbraunen Zweig

sind die Blätter grün und enthalten allenfalls nur am Rande braune Plastiden. Die Blätter am jungen, grünen Hauptstengel sind ebenfalls grün, jedoch mit Ausnahme der Basis und der Spitzenregion, wo die Plastiden braun sind.

c) Die Laubzweige[1]) nebst Blättern sind grün, ihre Chloroplasten ohne rote Grana. Aber die jungen Blätter in der Endknospe jedes Zweigleins sind kupferfarbig und enthalten wieder braune Intermediärplastiden mit äußerst feinen, roten Granis. Primär sind also die Intermediärplastiden, aus denen sich durch Schwund der roten Grana und Zunahme des Chlorophylls die reinen Chloroplasten der erwachsenen Blätter entwickeln.

8) *Selaginella fimbriata* Spr. (nach meiner Bestimmung), in Bergwäldern von West-Java gesammelt. Die Farbe variiert individuell; es gibt grüne Exemplare, bei denen nur die Stengelbasis und die Wurzelträger rot sind; bei den untersuchten stark gefärbten Exemplaren war aber alles (Stengel und Zweige, Blätter und Wurzelträger) mehr oder weniger intensiv fleischrot.

a) Stengel. An Schnitten erscheint nur das Zentrum rot, alles Übrige farblos. In Wirklichkeit enthalten alle lebenden Gewebe, von der Epidermis bis zum Phloëm der Stele, rote Chromoplasten, welche aber nur im äußeren Parenchym der Stele und in den innersten Rindenschichten zahlreich und groß, im übrigen Gewebe kleiner und mehr zerstreut, auch weniger tief gefärbt sind. Sie erscheinen bei schwächerer Vergrößerung blutrot, bei Immersion bräunlichrot. Die Chromoplasten, besonders die der inneren Gewebe, führen zahlreiche kleine Stärkekörnchen, was die Erkennung ihrer feineren Struktur erschwert, indem die offenbar äußerst winzigen Grana in den Lücken zwischen den Stärkekörnchen dicht zusammengedrängt sind; sie sind daher selbst bei stärkster Vergrößerung nur manchmal andeutungsweise unterscheidbar. Von Grünfärbung des Stromas ist direkt nichts zu sehen, und nur der bräunliche Farbenton der Plastiden läßt einen geringen Chlorophyllgehalt vermuten.

b) Wurzelträger. Überall gleichmäßig gefärbt. Plastiden ohne

[1]) Unter Stengelblättern verstehe ich bei den Selaginellen die am unteren, stielartigen Teil des Hauptstengels und der Hauptzweige zerstreut stehenden Blätter; unter Laubzweigen verstehe ich den oberen, dorsiventralen, dicht verzweigten Teil der Sprosse.

Stärke, mit sehr blaß grünlichem Stroma und deutlich erkennbaren, punktförmigen, rein roten Granis, die regellos verteilt, besonders aber an der Peripherie gedrängt sind.

c) Blätter. Sämtliche Blätter sind rot oder doch rötlich angelaufen. Die Farbe der Plastiden variiert von tief blutrot (bei Immersion mit bräunlichem Ton) durch braun bis bräunlichgrün; rein grüne, ganz ohne rote Grana, scheinen gänzlich zu fehlen. Selbst in den Schließzellen der Spaltöffnungen enthalten die blassen Chloroplasten stets einzelne Grana oder als rote Flecke erscheinende Anhäufungen derselben zwischen den kleinen Stärkekörnchen. Am meisten grün ist der basale Teil der Blätter; auch hat die mittlere Schicht des dreischichtigen Blattes meist grünere Plastiden als die beiden Epidermen. In den dunkelroten Plastiden sind die Grana so zahlreich und dicht gelagert, daß sie kaum unterscheidbar sind; viel deutlicher werden sie an teilweise verquollenen Plastiden, an denen man auch erkennen kann, daß das Stroma stets etwas grünlich ist, wenn auch nur sehr blaß. Leichter erkennbar ist die Struktur an den braunen und braungrünen Plastiden, wo die Grana weniger zahlreich sind; sie machen den Eindruck von Körnchen (nicht Tröpfchen), sind auch zuweilen etwas gestreckt. Manchmal sind die Grana, wo relativ spärlich, vornehmlich im inneren Teil der Plastide konzentriert und lassen an deren Saum die ziemlich intensiv grüne Farbe des Stromas deutlich sehen.

d) An den Partieen, welche während des Transports nach Buitenzorg (in feuchtem dunklem Raum) sowie im Laboratorium (also bei relativ schwachem Licht) hinzuwuchsen, sind die Zweige farblos (nur mit blassen Chloroplasten im zentralen Gewebe), die Blätter im allgemeinen rein grün, aber doch in einer ziemlich langen Spitzenregion und die lateralen Blätter auch am Außenrand rötlich; sie enthalten an diesen Stellen wenigstens in beiden Epidermen (mit Ausschluß der Schließzellen) braune Intermediärplastiden. Mit dem Alter der Blätter nimmt Ausdehnung und Intensität dieser Färbung zu (also gerade umgekehrt wie bei Nr. 7).

9) „*Selaginella spec.*, Deli“ (Buitenzorg, Garten, in dem sehr schattigen Selaginellen-Quartier kultiviert). Umfaßt zwei nebeneinander wachsende Nummern, welche sich nur dadurch unterscheiden, daß die Laubzweige bei *A* braun, bei *B* grün sind; da dies nicht von der Beleuchtung abhängen kann, welche für beide die gleiche

ist, so müssen es wohl verschiedene Varietäten sein. Die Stengel und die Wurzelträger sind bei beiden in gleicher Weise hell blutrot. Diese Organe bieten mikroskopisch nichts Neues, es seien daher nur die Blätter besprochen. Bei der grünen Form enthalten dieselben nur reine Chloroplasten, auch in den jungen Blättchen der Endknospen. Bei der braunen Form hingegen finden sich reine Chloroplasten nur in den Schließzellen und in dem schmalen Innenrand des einen Dorsalblattes, welcher von dem anderen Dorsalblatt bedeckt ist[1]), sonst überall Intermediärplastiden, je nach der Stelle von schmutzig grüner, brauner bis roter Farbe. Die jungen Blättchen der Endknospen sind hellrot, mit Plastiden von vorwiegendem Chromoplasten-Charakter; die jüngsten sind blasser, aber doch schon merklich gefärbt, und auch hier sind schon rote Grana in den Plastiden erkennbar. Bei den zwei Formen sind somit die Plastiden schon von Anfang an verschieden.

10) Eine kleine niederliegende Spezies, im Buitenzorger Garten reichlich wild wachsend; nach meiner Bestimmung wahrscheinlich *Selaginella proniflora* Bak. Die Färbung ist individuell verschieden: bald ist die ganze Pflanze grün, mit Ausnahme der älteren bleich rötlichen Teile, bald mehr oder weniger bleich rötlich, mit Ausnahme der kurzen wachsenden Zweigspitzen, welche grün sind. Beide Formen wachsen durcheinander unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen. An der roten Form sind die Blätter hell bräunlichrosa, die Stengel deutlich rot, die Wurzeln (Wurzelträger fehlen) blaßrötlich, nur die ganz jungen Wurzeln farblos.

Die Plastiden in den Blättern der roten Form sind an der Oberseite heller, rotbraun, an der Unterseite dunkelrot; alle sind sehr dicht granulös; die Farbe des Stromas nirgends direkt erkennbar, doch dürfte sie, nach dem Gesamtfarbenton zu schließen, an der Blattoberseite grünlich, an der Unterseite ganz farblos sein. Die jungen Blätter der Zweigspitzen sind grün, ohne Grana in den Plastiden (wie bei Nr. 8, *d*, und umgekehrt wie bei Nr. 7); in der Übergangsregion treten die Grana zuerst am Rande und an der Spitze der Blätter auf.

[1]) Auch solche Stellen der Laubsprosse, welche von anderen Teilen desselben Sprosses dicht bedeckt werden, sind rein grün. Ein gewisses Minimum von Beleuchtung scheint also doch für die Entstehung des roten Pigments notwendig zu sein.

Die roten Stengel und Wurzeln enthalten überall Chromoplasten, die ersteren namentlich im Trabekulargewebe.

11) „*Selaginella spec.*“, wurzelkletternd (Buitenzorg, Garten). Der Unterteil des Stengels ist braun, enthält Plastiden mit dunkel braunroten Granis und blaßgrünem Stroma; nur im Trabekulargewebe Chloroplasten (also umgekehrt wie bei Nr. 10). Die jungen Stengelteile und meist auch die jungen Blätter sind zart rosa gefärbt, ihre Plastiden haben rein rote Grana und ganz farbloses Stroma. Der Vegetationspunkt ist farblos. Bei dieser Pflanze entwickeln sich also zunächst die Leukoplasten zu reinen Chromoplasten, welche erst später Chlorophyll ausbilden.

12) *Selaginella amoena* = *S. caulescens* Spr. (Buitenzorg, Garten). Hat einen rötlichbraunen, aufrechten Stengel mit dunkelbräunlichgrauen Stengelblättern (diese mit Intermediärplastiden, in denen die Grana peripherisch gelagert sind) und grüne Laubzweige.

Bemerkenswert bei dieser Spezies ist ein unterirdisch kriechendes, verzweigtes Rhizom, welches farblos mit schwach rötlichem Anflug ist; es enthält farblose Plastiden mit wenigen kleinen, roten Granis an der Peripherie, also Mitteldinge zwischen Leuko- und Chromoplasten. Die Schuppenblätter des Rhizoms sind stärker rot, besonders an ihrer Basis; die Plastiden führen hier viel reichlicher rote Grana und stellen schon richtige Chromoplasten dar.

13) „*Selaginella spec.* Borneo“ (Buitenzorg, Garten). Hat lange wurzelkletternde Ausläufer, welche mehr oder weniger rot, oft intensiv mennigrot sind. Die aufrechten Stengel sind bleich, ohne roten Ton, aber die zerstreuten, angepreßten Blätter sind rein rot. Sowohl die Ausläufer wie die Stengelblätter enthalten anscheinend reine Chromoplasten, die ersteren vornehmlich in der inneren Rinde, während das Trabekulargewebe hier Leukoplasten führt.

14) *Selaginella pallidissima* Spr. (nach meiner Bestimmung), eine kleine, zarte Spezies, an den Wegböschungen im unteren Teil des Gartens in Tjibodas reichlich wachsend. Sie zeigt sehr deutlich den Einfluß des Lichtes auf die Färbung: im Schatten wachsende Exemplare sind ganz grün, besonnte Exemplare in allen Teilen intensiv hell ziegelrot, mit Ausnahme der wachsenden Zweigspitzen, welche grün sind. An nach Buitenzorg mitgenommenen roten Pflanzen waren die im Laboratorium hinzuwachsenden Partieen grün. Die roten Teile enthalten sehr schöne Chromoplasten, wurden aber nicht genauer untersucht.

VI. Cycadaceae.

15) *Encephalartos horridus* (Buitenzorg, Garten).

a) Die jungen, noch weichen Fiederblättchen der kürzlich entfalteten, noch aufrechten Blätter sind von eigentümlich bläulichgrauer Farbe; wischt man den Wachsüberzug ab, so erscheinen sie schmutzig bräunlich.

Das ganze Chlorenchym enthält Intermediärplastiden mit blaßgrünlichem Stroma und dunkel bräunlichroten Granis. Diese sind von wechselnder Größe, doch durchschnittlich recht klein, machen den Eindruck eckiger Körnchen und sind in der ganzen Masse der Plastiden zerstreut mit Bevorzugung ihrer zentralen Partie. Am größten und zahlreichsten sind die Grana im Palissadenparenchym der morphologischen Oberseite, besonders am Rande der Blättchen. In der grünlichen Basis der Fiederblättchen und in der hellgrünen Rhachis finden sich reine Chloroplasten.

b) In etwas älteren, ausgewachsenen aber noch nicht ganz erhärteten Fiederblättchen ist der bräunliche Farbenton fast ganz verschwunden und in ein bläuliches Grün übergegangen. In dem lockeren inneren, dem Schwammparenchym entsprechenden Gewebe sind die Plastiden noch ganz ebenso beschaffen wie bei *a*), nur das Stroma stärker grün; in dem dichteren peripherischen Chlorenchym finden sich jetzt auf den ersten Blick reine Chloroplasten, in denen man jedoch bei genauer Untersuchung noch wenige kleine, rote Grana bemerkt.

c) In den ganz harten Fiederblättchen eines vorjährigen Blattes sind rote Grana nirgends mehr vorhanden.

16) **Macrozamia Denisonii* (Buitenzorg, Garten).

Bei den Fiederblättchen des kürzlich entfalteten Blattes ist das Verhalten hier ein in gewissem Sinne gerade entgegengesetztes wie bei *Encephalartos*. Während nämlich das ganze übrige Organ reine Chloroplasten enthält, ist die kurze Basis desselben, besonders in der Nähe der Achsel des Blättchens, schon makroskopisch merklich rot gefärbt, und zwar bei den mittleren, in der Entwicklung weiter vorgeschrittenen Blättchen stärker als bei den jüngeren oberen. Im Querschnitt erscheint ein peripherischer Streifen des Innengewebes in der Nähe der Achsel stark rot. Mikroskopisch sieht man im ganzen Innengewebe (welches durch mehrere Schichten dickwandigen Hypoderms von der Epidermis

geschieden ist) intermediäre Plastiden mit roten Granis. Nahe der Achsel ist das Stroma ganz blaß grün, die Grana zahlreich und zum Teil ziemlich groß, während nach der unteren Kante des Blättchens zu das Stroma stärker grün und die Grana kleiner und spärlicher werden; das zentrale, makroskopisch farblose Gewebe enthält Plastiden mit blassem Stroma und wenigen kleinen Granis, und selbst im Parenchym der Leitstränge finden sich kleine Chromoplasten mit anscheinend ganz farblosem Stroma und kleinen Granis. Die größeren Grana erscheinen eckig oder gestreckt; manchmal ist es deutlich, daß sie aus einer Anhäufung kleiner Tröpfchen bestehen.

Bei den vorjährigen Blättern findet sich die Rotfärbung in noch geringerer Ausdehnung, nur in nächster Nähe der Blättchenachsel. Die Plastiden haben hier jetzt den Charakter reiner Chromoplasten (mit farblosem Stroma) angenommen, sie sind aber klein und die Grana winzig. Auch das Hypoderm scheint ganz kleine Chromoplasten zu enthalten. Weiter von der Achsel entfernt finden sich nur reine Chloroplasten. In der Grenzregion zwischen beiden finden sich Übergangsplastiden mit blaßgrünem Stroma und wenigen blaßorangen Granis.

17) Eine Reihe weiterer *Macrozamia*-Arten sah ich in kleinen Exemplaren im Sukkulentenhaus in Kew. Bei diesen zeichnen sich die schön ausgebildeten Schwellpolster am oberen Rand der Blättchenbasis durch viel auffallendere Färbung aus als bei N⁰ 16: leuchtend zinnoberrot sind sie bei *M. corallipes*, schön karminrot bei *M. flexuosa* und *M. heteromera*, etwas dunkler, bräunlichrot bei *M. Fawcetti*, fast gelb bei *M. secunda*. Die Färbung kann sich an der Rhachis und dem Blättchen etwas aufwärts ausdehnen; die dünne Blättchenbasis ist manchmal ringsum gefärbt (so namentlich bei *M. flexuosa*), meist aber ist sie an der morphologischen Unterseite grün und nur das eigentliche Schwellpolster ist anders gefärbt.

Überall enthalten die gefärbten Partieen prächtige Chromoplasten von sehr reiner Färbung und dicht granulöser Struktur; bei *M. secunda* sind sie orange, bei den übrigen rot in verschiedenen Tönen. Sie fehlen nur in der Epidermis und in den bei einigen Arten in das Schwellgewebe eingestreuten Sklerenchymfasern. Intermediärplastiden mit mehr oder weniger grünem Stroma finden sich bei *M. flexuosa* nur in der Umgebung des Leitstranges, bei den übrigen Arten auch in der ganzen Übergangsregion zu der unterseitigen grünen Partie.

Bei *M. australis* und *M. spiralis* sind die Schwellpolster farblos und enthalten sicherlich Leukoplasten an Stelle der Chromoplasten; sie wurden nicht weiter untersucht.

18) *Stangeria paradoxa* (Kew, im *Victoria*-Haus; großes Exemplar). Das kleine, hellbräunliche Schwellgewebe der Fiederblättchen enthält (abgesehen von der Epidermis) winzige Chromoplasten von intensiv brauner Farbe mit orangem Ton; ich konnte keine granulöse Struktur in ihnen erkennen, wahrscheinlich ist dieselbe zu fein.

Die Plastiden der an das Schwellgewebe angrenzenden Chlorenchymzellen enthalten Grana der gleichen braunen Farbe, welche meist auf die Peripherie der Plastide beschränkt sind und zuweilen einen unregelmäßigen Ring bilden.

Gelbe bis gelbbraune Schwellpolster sah ich in Kew ferner noch bei *Ceratozamia Kusteriana* und *C. Miqueliana*, welche ich aber nicht zur mikroskopischen Untersuchung erhalten konnte.

VII. Araucariaceae.

19) *Agathis borneensis* Warb. (Buitenzorg, Garten).

a) Blattstiel in der nach oben gerichteten Hälfte der Peripherie braun oder bei jüngeren Blättern rötlich. Die Färbung rührt her erstens von der dicken, braun resp. gelb gefärbten Kutikula, zweitens von roten Plastiden in der Rinde; trägt man die Epidermis ab und fertigt einen Flächenschnitt an, so erscheint dieser schon makroskopisch rot. Die Chromoplasten finden sich in mehreren Schichten des mittleren Rindengewebes, reichen aber stellenweise bis an die Epidermis heran. Sie führen kleine, zerstreute, rote Grana, während das Stroma in den am stärksten roten Partieen des Gewebes ganz blaß, anderwärts deutlicher grün ist. In einem älteren Blatt enthielten die Chromoplasten relativ große, sie fast ganz ausfüllende Stärkekörner; die winzigen Grana sah man fleckweise auf und zwischen diesen zusammengehäuft, während ein leichter grünlicher Ton der Stärkekörner auf einen schwachen Chlorophyllgehalt des Stromas deutete.

b) Ein schmaler, spitzenwärts etwas breiterer Randstreif der Lamina ist gelb. Das rührt wieder in erster Linie von der Kutikula her, deren gelbe Farbe in dem dünneren Rande nicht durch die grüne Farbe einer dicken Chlorenchymschicht maskiert wird.

Außerdem finden sich aber in einigen Zellreihen, von der Epidermis durch dickwandige Fasern getrennt, rote Chromoplasten, und mehr nach innen zu braune Intermediärplastiden, welche den Übergang zu den Chloroplasten vermitteln.

c) Zuweilen finden sich an den Blättern kleine rote Flecke oder Streifen; es sind das verletzte Stellen, an denen das Gewebe abgestorben und gebräunt ist. Manchmal (nicht immer) enthält das angrenzende lebende Gewebe Chromoplasten oder Intermediärplastiden.

d) An dem untersuchten Zweig (noch ohne Kork, höchstens zweijährig), mit Ausnahme des erst kürzlich ausgewachsenen letztjährigen Triebes, befanden sich ebenfalls zahlreiche, zerstreute, kleine Fleckchen von intensiv roter Farbe; ihre Herkunft ist unbekannt, jedenfalls nicht dieselbe wie bei den Flecken an den Blättern, da hier diese Flecke normal gebaut sind und kein totes Gewebe enthalten. Die Rindenzellen enthalten im Bereich der Fleckchen massenhaft tief karminrote Chromoplasten von sehr dicht granulöser Struktur.

20) „*Dammara spec.*, Neu-Kaledonien“ (Buitenzorg, Garten).

a) Die kurzen Blattstiele der kleineren unteren Blätter der Jahrestriebe sind stark rot, besonders an der Oberseite. Hier finden sich zahlreiche tiefrote Chromoplasten in dem ganzen Parenchym, von der subepidermalen Schicht bis zu den Leitsträngen, das Strangparenchym einbegriffen; unterseits in 2—4 subepidermalen Zellschichten, bis an die Harzgänge mit Einbegriff der Scheiden derselben, in der vortretenden Mittelrippe aber in zahlreichen Schichten. Es bleiben somit nur zwei innere Gewebestreifen an der Unterseite des Blattstiels beiderseits von der Mittelrippe übrig, welche Chloroplasten enthalten; in der Grenzregion gehen diese durch Intermediärplastiden in die Chromoplasten über. Die Chromoplasten enthalten Stärkekörner, auf welchen und zwischen welchen sich dicke rote Schichten resp. Kappen von Chromoplastensubstanz befinden. Soweit das Stroma erkennbar ist, scheint es sehr blaß grünlich zu sein.

b) An den Stielen der übrigen, größeren Blätter ist es nur die Basis der Oberseite oder gar nur eine Ecke derselben, welche deutlich rot ist. Chromoplasten finden sich in mehreren Zellschichten der Oberseite, doch auch in 1—2 subepidermalen

Schichten der makroskopisch nicht deutlich gefärbten Unterseite, nur sind sie hier weniger intensiv gefärbt.

c) In der Lamina finden sich öfter kleine rote Flecke, die zum Teil etwas pustelartig vorragen. Rings um eine kleine Partie toten, gebräunten Gewebes liegt hier ein breiter Hof lebenden Gewebes mit schönen Chromoplasten; besonders in den subepidermalen, mit Fasern abwechselnden, längsverlaufenden Parenchymreihen ziehen sich Chromoplasten oft recht weit in beiden Richtungen fort. Doch auch an äußerlich nicht bemerkbaren Stellen, sogar an Blättern ohne rote Flecke, trifft man zuweilen unter der Epidermis begrenzte Stellen oder Zellreihen mit Chromoplasten, ohne daß abgestorbenes Gewebe sich in der Nähe befände.

d) Im Zweig finden sich ebenfalls viele kleine, rote Flecke (ohne Anzeichen von Verletzung, mit normalem Bau), in denen das Gewebe Chromoplasten an Stelle von Chloroplasten führt. Aber auch außerhalb dieser Flecke trifft man häufig im peripherischen Gewebe Intermediärplastiden mit vorwiegendem Chromoplasten-Charakter aber mäßig zahlreichen Granis, und es scheint fast, daß die äußere Rinde des Zweiges streifenweise normal solche Plastiden führt. An Querschnitten sind dieselben schlecht zu sehen, am besten findet man sie an Flächenschnitten bei schwacher Vergrößerung und geöffnetem Abbe.

21) *Araucaria Cunninghamii* (Krakau, Gewächshaus; kleines Topfexemplar). Der junge Teil der Hauptachse, von dem Gipfel bis zur zweiten Etage von Zweigen, ist allseits braunrötlich; ebenso die Blätter dieses Teiles der Hauptachse und der erst zirka 1 cm langen, noch dicht beblätterten Zweige der obersten Etage. Schwächer rötlich ist der vermutlich noch wachsende Gipfelteil der Zweige der zweiten Etage, jedoch nur an der Oberseite, während die Unterseite grün ist, ebenso wie die älteren Teile; die Blätter dieser Partieen sind grün, nur an der der Zweigoberseite zugekehrten Fläche der oberen Blätter reicht von der Zweigrinde aus ein kurzer rötlicher Mittelstreif in den Basalteil der Blätter hinauf.

Untersuchen konnte ich nur den Gipfel eines Zweiges der zweiten Etage. An der Oberseite des Zweiges finden sich in 1—2 peripherischen Schichten des Chlorenchyms blasse, mehr oder weniger stärkehaltige Intermediärplastiden mit wenigen, meist im zentralen Teil der Plastiden gehäuften roten Granis. An der Oberseite der basalen Partie der Blätter führen die Chloroplasten der peripheri-

schen Chlorenchymschicht wohl durchgängig einzelne rote Grana; in dem makroskopisch rötlichen Mittelstreif sind sie durch richtige Chromoplasten vertreten.

Bei einem kleinen Topfexemplar von *Araucaria brasiliana* (daselbst) sind auch die jungen Teile rein grün.

VIII. Taxodiaceae.

22) *Cryptomeria japonica var.*, junge Topfpflanze (daselbst). Die mehr oder weniger hängenden Zweige sind oberseits bräunlichrot; diese Farbe zieht sich auch ein wenig an der oberen Seite (der morphologischen Unterseite) der hier inserierten Blätter hinauf.

In der peripherischen Chlorenchymschicht der Blattkissen der Zweigoberseite und dann wieder in den innersten, an den Zentralzylinder grenzenden Schichten der primären Rinde finden sich Intermediärplastiden mit winzigen roten Granis, die in mäßiger Zahl in der ganzen Masse der Plastiden zerstreut sind; in den mittleren Rindenschichten sind die Plastiden reiner grün und die Anwesenheit roter Grana zweifelhaft. Am zahlreichsten sind die Grana in der Umgebung der Harzgänge und in den Furchen zwischen den Blattkissen; hier sind die Plastiden vielleicht reine Chromoplasten. An der Unterseite des Zweiges finden sich nur reine Chloroplasten.

23) *Taxodium distichum* var. *pendula* (Kew, im Freien; ein Baum). Die zweijährigen Zweige sind rötlichbraun. Das rührt in erster Linie von der braun gefärbten Korkschicht her, daneben aber auch von Intermediärplastiden mit roten Granis, deren Anwesenheit ich wenigstens in den äußeren Markstrahlzellen mit Sicherheit konstatieren konnte.

IX. Gnetaceae.

Im Buitenzorger Garten werden sehr zahlreiche Nummern von *Gnetum* kultiviert, davon freilich die Mehrzahl ohne Speziesnamen, und mehrere falsch bestimmt (in Wirklichkeit nicht zu *Gnetum* gehörig); die meisten stehen im Lianenquartier (Abteilung XV A), andere in Abteilung X A, in der *Canarium*-Allee, endlich die nicht kletternden im Gymnospermenquartier. Bei 13 Nummern, welche ich untersucht habe (*G. funiculare, edule, latifolium, neglectum, ovalifolium, Gnemon, moluccense* und 6 Nummern ohne Speziesnamen),

haben die Blätter und meist auch die Zweige wenigstens in der Jugend, oft aber auch im erwachsenen Zustand, Färbungen, welche von Chromoplasten oder Intermediärplastiden mit roten Granis herrühren; und ebenso verhält es sich, nach der Färbung zu urteilen, auch bei allen übrigen Nummern, mit Ausnahme der fälschlich als *Gnetum* bezeichneten. Die Färbung, ihre Ausdehnung und Dauer wechseln sehr, nicht nur je nach der Spezies und dem Organ, sondern auch lokal innerhalb desselben Exemplars; wo z. B. ein Kurztrieb mehrere Blattpaare trägt, kommt es öfter vor, daß die Blattstiele der (morphologisch) obersten dunkel rotbraun, die der übrigen grün mit nur leicht bräunlichem Ton sind. Damit sind zugleich auch die vorkommenden Färbungsextreme gekennzeichnet; rein rot ist die Farbe nie, dem Rot am nächsten kommt die bräunlichrosa Farbe der jungen Laminae bei einigen Arten. Mehr oder weniger stark gefärbt können in der Jugend folgende Organe sein: die Lamina, der Blattstiel, die Niederblätter, die Internodien sowohl der Langtriebe auf langer Strecke als auch der Kurztriebe, besonders stark an den verdickten Knoten. Alle diese Organe, mit alleiniger Ausnahme der Lamina, können freilich auch von Anfang an rein grün sein; andererseits können sie aber ihre Färbung, wenn auch meist in vermindertem Grade, auch in völlig erwachsenem Zustande dauernd bewahren, nur die Blattlamina (allenfalls mit Ausnahme der Mittelrippe) wird schließlich wohl immer rein grün [1]). — Einige Beispiele mögen näher besprochen werden.

[1]) Von Interesse ist die Angabe von P. Fröschel in einer mir nachträglich zugegangenen Arbeit (Zur Physiologie und Morphologie der Keimung einiger *Gnetum*-Arten, in Österr. Botan. Zeitung 1911, S. 4 des Separatabdrucks), daß bei den von ihm untersuchten Arten (*G. funiculare, G. Ula*) schon die Keimlinge mit rötlicher Farbe aus der Erde kommen, und zwar sowohl im Licht als im Dunkeln. Bei den Lichtkeimlingen geht erst nach 6—8 Wochen die rote Färbe in die normale grüne Laubblattfarbe über. Das Alkoholextrakt von Lichtkeimlingen war orangerot, dasjenige von Dunkelkeimlingen strohgelb gefärbt; in ersterem ließ sich spektroskopisch Chlorophyll nachweisen, in letzterem nicht. Die Lokalisation und Natur des roten Farbstoffes hat der Verf. nicht untersucht, doch ist wohl nicht zu bezweifeln, daß es bei den Lichtkeimlingen ebenfalls an die Plastiden gebundenes Karotin war; für die Dunkelkeimlinge erscheint mir das weniger sicher, obwohl ebenfalls wahrscheinlich, indem die abweichende Färbung des Extrakts vielleicht nur durch die geringere Konzentration des Farbstoffes bedingt war. Falls diese Vermutung richtig ist, so würden die Dunkelkeimlinge von *Gnetum* reine Chromoplasten enthalten und ein schönes Beispiel der Unabhängigkeit der Karotinbildung vom Licht bieten.

24) **Gnetum funiculare* Bl. (X A Nr. 8), eine große Liane mit hängenden Zweigen. Rötlichbraun bis braunrot sind die jungen Internodien der Langtriebe (am stärksten ihre verdickten, als Gelenke fungierenden Basen), die an ihnen sitzenden, im erwachsenen Zustande abfallenden Niederblätter, die die Laubblätter tragenden Kurztriebe, die Stiele und Laminae der noch nicht völlig ausgewachsenen Laubblätter. Die Lamina fängt bald an, stellenweise zu ergrünen, und wird schließlich rein grün; am längsten braun bleibt die Mittelrippe, die aber zuletzt schwach gelblich, beinahe farblos wird. Die Internodien der Langtriebe werden beim Auswachsen schmutzig grün mit Ausnahme der Basen, welche rotbraun bleiben. Die Kurztriebe und die Blattstiele bleiben ebenfalls dauernd rotbraun.

Die Plastiden sind im peripherischen Gewebe der jungen Internodien und Blattstiele tief braunrot bis rein rot, nach innen zu werden sie mehr grün, aber im Mark der Internodien und im Xylemparenchym der Blattstiele, oft auch in den Stärkescheiden, finden sich wieder braunrote Plastiden. In der jungen Lamina sind die Plastiden im ganzen Gewebe gleichmäßig gefärbt. In den Internodien enthält auch die Epidermis winzige Chromoplasten, während ich in den Blättern solche nicht bemerkt habe, hier scheint die Epidermis reine Leukoplasten zu führen.

In Internodien und Blattstiel findet man alle Übergänge von Chromoplasten mit fast farblosem Stroma (in der Epidermis und wohl auch in den äußersten Rindenschichten ist dasselbe sogar vollkommen farblos) und zahlreichen Granis bis zu Chloroplasten mit ausgesprochen grünem Stroma und nur wenigen Granis; reine Chloroplasten ganz ohne rote Grana scheinen in den jungen Organen überhaupt nicht vorzukommen. Die Grana sind rein rot, sehr klein (manchmal einzelne größere darunter), regellos in der Masse der Plastiden zerstreut, oft ihren zentralen Teil mehr oder weniger freilassend; sie machen eher den Eindruck von Körnchen als von Tröpfchen.

In den schmutzig grünen, erwachsenen Internodien der Langtriebe enthalten die Chromoplasten der meisten Zellen noch rote Grana, meist nur wenige, zuweilen aber noch recht viele; daneben finden sich aber Zellen mit reinen, granafreien Chloroplasten. Auch in älteren, schon mit dunkler Korkschicht bedeckten Zweigen findet man immer noch viele Chloroplasten mit roten Granis. In der erwachsenen Lamina hingegen fehlen rote Grana vollständig.

An einigen Stellen der Pflanze, welche sich in tiefem Schatten befinden, sind sämtliche Teile grün.

25) *Gnetum spec.* (*Canarium*-Allee Nr. 59).

Die Stiele der völlig ausgewachsenen, erhärteten Blätter sind dunkelrotbraun. Das rührt in erster Linie von der tief braunroten, dicken Kutikula her; aber im Querschnitt sieht man außerdem schon makroskopisch auch eine braunrote Zone in der Rinde. Es sind mehrere mittlere Rindenschichten (von der Epidermis durch 1—2 Schichten mit vielen Oxalatkristallen und einzelnen sehr kleinen Plastiden getrennt), welche Intermediärplastiden mit roten Körnchen enthalten. An der Unterseite des Blattstieles sind diese Schichten weniger zahlreich, das Stroma der Plastiden ist deutlich grün, die Grana mäßig zahlreich, die Plastiden erscheinen bei schwächerer Vergrößerung hellbraun. An der Oberseite und besonders an deren Kanten, wo die Färbung am intensivsten ist, sind die gefärbten Schichten zahlreicher, die Plastiden ebenfalls zahlreicher pro Zelle, ihr Stroma blaßgrünlich mit sehr vielen Granis, die Plastiden erscheinen daher bei schwächerer Vergrößerung rot. Nach der inneren Rinde zu erfolgt ein allmählicher Übergang zu reinen Chloroplasten; dann folgen aber in der Stärkescheide, welche den Halbkreis der Leitstränge unterseits und an den Flanken umgibt, wieder ganz rote Chromoplasten, deren Struktur indeß wegen der vielen eingelagerten Stärkekörner im Detail nicht sehr deutlich ist.

26) Ein anderes *Gnetum spec.*, wo ebenfalls der erwachsene Blattstiel untersucht wurde, verhielt sich im wesentlichen ebenso, doch ist bemerkenswert, daß bei den rötesten Plastiden, welche sich an der Oberseite in einiger Entfernung von der Epidermis befanden, die winzigen Grana in mehreren Schichten an der Peripherie der Plastiden zusammengedrängt waren, so daß sie einen dicken, ungleichmäßigen, roten Ring um das granafreie, sehr blaß grünliche Zentrum derselben bildeten.

27) Junge Pflanze eines aufrechten *Gnetum* ohne Etiquette (Gymnospermenquartier Nr. 23), jedenfalls zu *G. Gnemon* gehörig.

An den erwachsenen Blättern sind der Blattstiel und die Basis der Mittelrippe rot, aber ausschließlich oder doch vorwiegend an der Oberseite. Der am stärksten gefärbte Gewebestreif, mit fast reinen Chromoplasten, befindet sich in der oberseitigen Rinde, einige Zellschichten von der Epidermis entfernt; sowohl nach innen als

nach außen zu findet ein allmählicher Übergang zu Chloroplasten statt.

Bei einem jungen Exemplar von *Gnetum Gnemon var.* (daselbst Nr. 25), wo sich die erwachsenen Blätter ungefähr ebenso verhielten, konnten auch ganz junge Blätter untersucht werden; bei diesen war die ganze Lamina dunkelbraunrot, der Stiel aber grün; die Entwicklung der Plastiden geht also hier in den beiden Blattteilen in gerade entgegengesetztem Sinne vor sich. — Endlich waren an einem zu derselben Nummer gehörigen größeren Baum alle Organe rein grün.

X. Pandanaceae.

28) *Freycinetia spec.*, im Wald von Tjibodas gefunden, fällt durch mehr oder weniger rötliche Färbung der jungen Blätter und der jungen Luftwurzeln auf, während der Stamm bräunlich grün ist.

a) Das junge Blatt resp. der noch wachsende Basalteil des Blattes ist hell schmutzigrosa. Die äußeren Schichten des Schwammparenchyms enthalten rote Chromoplasten, das der morphologischen Oberseite zugekehrte dichtere Chlorenchym größere, schmutzig grüne Plastiden; zwischen beiden ein allmählicher Übergang. Alle Plastiden haben ein mehr oder weniger grünes Stroma und mehr oder weniger zahlreiche kleine, intensiv rote Grana, welche vornehmlich am äußersten Rande der Plastiden gelagert sind. Das peripherische Wassergewebe enthält spärliche kleine Chromoplasten mit sehr blaß grünem Stroma, die Epidermis Leukoplasten.

Im erwachsenen Blatt ist die Basis schmutzig grün. Im peripherischen Gewebe wenig Veränderung; im Chlorenchym sind die Plastiden bedeutend größer und grüner geworden; die roten Grana sind noch vorhanden und absolut an Zahl kaum vermindert, aber relativ mehr zerstreut. Im übrigen Blatt finden sich reine Chloroplasten.

b) Im jungen Teil des Stammes finden sich in den äußeren Schichten größere, fast reine Chloroplasten, in den mittleren Schichten hingegen spärlichere und kleinere rote Plastiden. Im erwachsenen Teil hat dieselbe Veränderung stattgefunden wie unter *a)*, nur sind hier die zerstreuten roten Grana schwieriger zu sehen, da die Plastiden Stärke führen.

c) Luftwurzel (nicht angeheftet, bis 5 mm dick). Der junge,

schmutzig rosa gefärbte Teil enthält fast im ganzen Rindengewebe ziemlich große Chromoplasten mit tiefroten Granis und äußerst blassem Stroma; so verhält es sich bis nahe an den Vegetationspunkt heran (dieser selbst, in welchem das Stroma der Plastiden vermutlich ganz farblos wäre, war leider an der untersuchten Wurzel abhanden gekommen). Nur in den innersten Rindenschichten fanden sich fast farblose Plastiden mit sehr spärlichen Granis. In dem älteren Teil (16 cm über der Spitze), welcher äußerlich braun erscheint, findet man sowohl in den äußeren wie in den inneren Schichten größere und deutlich grüne Plastiden mit unveränderten Granis, während in den mittleren Schichten die Chromoplasten so geblieben sind, wie sie im jungen Teil waren. In einer ganz ausgewachsenen, mit Kork bedeckten Wurzel alles ebenso, nur haben die Plastiden viele kleine Stärkekörner gebildet, zwischen denen die roten Grana noch sehr deutlich erkennbar sind.

d) Eine Haftwurzel (nur zirka $1^1/_2$ mm dick, gelblich) enthielt keine gefärbten Plastiden [1]).

XI. Gramina.

Objekte mit Chromoplasten fand ich nur unter den *Bambuseae*, hier aber sind blaßgelbe bis leuchtend gelbe Färbungen, welche von Chromoplasten herrühren, recht verbreitet, seltener auch eine braune Farbe, durch gelbe Chromoplasten und roten Zellsaft zugleich bedingt. Solche Färbungen wurden beobachtet am Hauptstamm, den Zweigen, Blattscheiden (in ganzer Ausdehnung oder nur an Rand und Spitze), Blattstielen und an einer kurzen Basalregion der Blattspreiten, bald nur an einzelnen dieser Organe, bald an mehreren zugleich, und zwar bei Vertretern der Gattungen *Bambusa*, *Schizostachys*, *Gigantochloa*, *Ochlandra* (im ganzen 7—8 Spezies untersucht). Wo die Stämme und Zweige gelb sind, enthalten sie nicht selten einzelne oder mehrere scharf abgesetzte, schmale, grüne Längsstreifen. Die Färbung pflegt nicht konstant zu sein, sondern individuell zu variieren. So sind bei verschiedenen Büschen der auf Java gemeinen *Bambusa vulgaris* die Stämme teils leuchtend gelb

[1]) Unter den verschiedenen in Buitenzorg kultivierten *Freycinetia*-Arten fand ich keine Chromoplasten; zwar waren bei zweien die jungen Haftwurzeln rot, dies rührte jedoch von rotem Zellsaft her.

mit grünen Streifen, teils ganz grün; das dürften freilich vielleicht konstante Varietäten sein. Auch ist die Beleuchtung meist von Einfluß (bei den Stämmen von *Bambusa vulgaris* aber gerade nicht); so sind Zweige und Blattscheiden oft auf der Schattenseite grün oder doch blasser gelb als auf der Lichtseite, die dicken Stämme von *Gigantochloa aspera* sind nur auf der besser beleuchteten Seite eines Busches deutlich braun u. s. w.

29) „*Bambusa spec.*, Japan“ (Tjibodas, Garten). Stamm hellgelb, die überhängenden Zweige (mit Ausnahme des dicht beblätterten Teiles, wo ganz von Blattscheiden bedeckt) an der Lichtseite hochgelb, an der Schattenseite heller gelb.

A. Im Querschnitt des Zweiges erscheint unter der Lupe das ganze parenchymatische Gewebe gelb. Für die mikroskopische Untersuchung ist das Objekt ungünstig, da in angeschnittenen Zellen die Plastiden zerfallen, an dickeren Schnitten aber nichts deutlich zu sehen ist. Soviel ist sicher, daß sich überall im Parenchym Chromoplasten befinden, die im peripherischen Gewebe zahlreicher und stärker gefärbt, im inneren Gewebe, nahe der zentralen Höhlung, spärlicher und blasser sind; hier, namentlich an der Schattenseite, scheinen sie einen grünlichen Ton zu haben, was anderwärts nicht der Fall ist.

Die Epidermis enthält an der Lichtseite in allen Zellen kleine, rundliche Chromoplasten, welche sich in den Langzellen und Kurzzellen bemerkenswert ungleich verhalten. In den Langzellen sind sie gelb und bilden nur eine Reihe; in den Kurzzellen sind sie relativ viel zahlreicher, orange gefärbt und liegen in dichtem Kranz um den Zellkern, mit welchem zusammen sie die Zelle fast ganz ausfüllen. An der Schattenseite verhalten sich die Kurzzellen ebenso, nur sind die Chromoplasten weniger intensiv orange; in den Langzellen hingegen sind Chromoplasten hier nicht vorhanden, an ihrer Stelle finden sich Leukoplasten.

B. a) Außerdem wurde der gelbe Stamm eines unbenannten kleinen Bambus im Garten von Tjibodas untersucht, welcher vielleicht mit obigem identisch ist. Hier kein Unterschied zwischen Licht- und Schattenseite; in der Epidermis ringsum Chromoplasten in allen Zellen, in den Kurzellen deutlich größer als in den Langzellen, weniger dunkel gefärbt als im Zweig.

b) Bei dieser Pflanze waren auch die kurzen Blattstielchen gelb (manchmal durch roten Zellsaft, der sich in den subepider-

malen Zellen neben gelben Chromoplasten befand, rot gefärbt). Chromoplasten in der Epidermis sehr klein, in einer bis mehreren subepidermalen Zellschichten größer, außerdem in einer Zellschicht um jeden Leitstrang und an dieser Stelle anscheinend mit grünlichem Stroma.

30) **Bambusa nana* (Buitenzorg, Garten).

a) Die Zweige sind je nach Individuum und Beleuchtung blaßgrün, blaßgelb bis intensiv hochgelb, und zwar gelb entweder nur auf der Lichtseite oder ringsum, immer aber an der Lichtseite stärker. Ein stark gelber Zweig erscheint im Querschnitt unter der Lupe überall mehr oder weniger gelb; bei einem einseitig gefärbten ist auch im Querschnitt nur die Außenseite gelb, während der größere, die Zentralhöhlung allseits umfassende Teil des Querschnitts grünlich ist. Intensiv gelb gefärbt ist immer nur die dünne Rinde.

Zur mikroskopischen Untersuchung ist es nützlich, die Schnitte in Glyzerin einzulegen, weil sonst die starke Lichtbrechung der verkieselten Membranen hinderlich ist. Man findet in der Rinde zahlreiche gelbe bis orangegelbe Chromoplasten; daneben große, nach Öl aussehende gelbe Kugeln (ebensolche, aber farblose, auch in den grünen Zellen; die Gelbfärbung rührt also vielleicht nur daher, daß diese Kugeln den Farbstoff zerfallender Chromoplasten aufnehmen). Auch im inneren Parenchym, zwischen den Leitsträngen und bis an die Zentralhöhlung, können Chromoplasten vorkommen, so daß im äußersten Fall Chloroplasten im ganzen Organ vollkommen fehlen. Auch in den kürzeren Zellen der Epidermis finden sich Chromoplasten; sie sind nicht zahlreich, aber relativ groß (kaum kleiner als in der Rinde), in der Tiefe der Zelle dicht zusammengelagert; in den längeren Epidermiszellen habe ich keine gesehen.

Alle Chromoplasten sind ungefähr kugelig und scheinen dicht granulös.

b) Die rötlich gelben scheidigen Niederblätter der wachsenden Stämme enthalten, neben rotem Zellsaft in einigen Zellen, Chromoplasten von meist intensiv orangegelber Farbe im gesamten Parenchym. Die äußeren Parenchymschichten (durch mehrere sklerotische Schichten von der Epidermis getrennt) führen zahlreiche größere, die inneren wenige und kleinere Chromoplasten. In der äußeren Epidermis kommen Chromoplasten in den eingestreuten

dünnwandigen Zellen bestimmt ebenfalls vor. in der dünnwandigen inneren Epidermis hingegen habe ich sie nicht gesehen. Alle Chromoplasten haben ein durchaus farbloses Stroma. Die Grana sind bei den peripherischen Chromoplasten dicht, bei den kleineren des inneren Gewebes locker angeordnet; sie machen den Eindruck von Körnern, erweisen sich aber bei genauer Untersuchung als Gruppen winziger Tröpfchen.

Bemerkenswert ist, daß in der Nähe der beiden Oberflächen grüne oder doch grünliche Zellnester in das gelbe Gewebe eingestreut sind; es sind wenige größere nahe der Innenseite, zahlreiche kleine (nur aus je wenigen Zellen bestehend) an der Außenseite. Die letzteren liegen, soweit ich festgestellt habe, unter Spaltöffnungen. Sie führen Intermediärplastiden mit grünlichem Stroma und gelben bis orangen Granis.

Die gelblichen bis gelbbraunen Blattscheiden der Kurztriebe und die kurzen gelben Blattstiele führen ebenfalls Chromoplasten.

31) *Gigantochloa aspera* (Buitenzorg, Garten).

Die Blattscheiden der Zweige sind bald in ihrer ganzen Ausdehnung, bald nur am Rande gelblich bis gelbbraun. Die gefärbten Partieen enthalten kleine, zerstreute Chromoplasten, manchmal neben größeren Chloroplasten, die sich aber stets in besonderen Zellen befinden. Aber auch da, wo sonst das ganze Gewebe Chromoplasten führt, finden sich doch Nester von chloroplastenführenden Zellen eingestreut. Dieselben liegen stets unter Spaltöffnungen, wie bei Nr. 30. Diese merkwürdige Einwirkung der Spaltöffnungen auf die Plastiden der anstoßenden Zellen ist aber nicht durchgängig; ich habe mich bei diesem Objekt überzeugt, daß stellenweise die unter Spaltöffnungen liegenden Zellgruppen nicht Chloroplasten führen, sondern Intermediärplastiden oder sogar reine Chromoplasten, welche größer und zahlreicher sind als im übrigen Gewebe.

XII. Palmae.

Färbungen, welche durch orange oder gelbe Chromoplasten bedingt werden, sind unter den Palmen relativ recht häufig und manchmal sehr auffallend. Sie betreffen gewöhnlich die folgenden Organe resp. Stellen: Blattstiel, Blattscheide. Rhachis, Schwellpolster

der Fiederblättchen, deren Mittelrippe und Rand. Merkwürdig ist, daß sich diese Färbungen meist auf jüngere Pflanzen zu beschränken scheinen, während sie an den Blättern älterer Exemplare, die schon einen freien Stamm bilden, an den erstarkenden Blättern zurücktreten und schließlich anscheinend ganz schwinden; doch gibt es jedenfalls Ausnahmen von dieser Regel.

Ich habe die Chromoplasten und ihre Verteilung bei 15 Spezies aus den Gattungen *Chrysalidocarpus, Cocos*, *Cyrtostachys*, *Desmoncus*, *Daemonorops*, *Hyophorbe*, *Latania*, *Raphia*, *Stevensonia*, *Thrinax* und *Verschaffeltia* untersucht; im folgenden beschränke ich mich auf die Beschreibung einiger Beispiele.

32) **Cocos nucifera*. Es gibt mehrere Varietäten. Bei einigen ist alles grün, andere zeichnen sich durch eine intensiv gelbe, fast orange Farbe der Blattscheiden (soweit sie nicht verdeckt ist), der Blattstiele, der Rhachis, der Schwellpolster und des Basalteiles des Mittelnervs der Blättchen aus; an größeren Bäumen ist diese Färbung der Blätter nicht mehr vorhanden. Hierher gehören von den im Buitenzorger Garten kultivierten Varietäten die *var. oblonga* Hassk. (Abt. V K Nr. 60) und eine andere, deren Namen ich zu notieren versäumte (V K Nr. 42). Man trifft die gelbstieligen Variäten auch überall auf Java und anderwärts. Untersucht wurde in erster Linie ein von den „Tausend Inseln" (NW. von Batavia) mitgebrachtes Objekt, und zum Vergleich auch Material aus den Botanischen Gärten in Buitenzorg und Peradeniya.

a) Blattstiel und Rhachis. Im Querschnitt erscheint das ganze Organ mehr oder weniger gelb; eine schmale peripherische Zone ist sehr intensiv, beinahe orange gefärbt, weniger gelb sind die über den ganzen Querschnitt zerstreuten Stränge, das parenchymatische Gewebe zwischen ihnen noch weniger, nach dem Zentrum hin immer blasser, und in dem dickeren Basalteil des Blattstiels erscheint die zentrale Partie ganz farblos.

Das Mikroskop zeigt im gesamten Parenchym dunkelgelbe Chromoplasten, deren Größe und Menge lokal variiert. In der Epidermis sind sie sehr klein (bis zu 2 μ im Durchmesser), von hier nach innen nehmen sie schnell an Zahl und Größe zu und erreichen in den mittleren und inneren Rindenschichten (außerhalb der äußersten Stränge und zwischen ihnen) das Maximum. Sie sind hier teils unregelmäßig rundlich, teils mehr oder weniger gestreckt, bis zirka zweimal so lang als breit, diese letzteren sind wohl Teilungsstadien,

da auch biskuitförmig eingeschnürte Formen vorkommen; die rundlichen erreichen zirka $4^1/_2$ μ Durchmesser. Im Zentralzylinder werden die Chromoplasten kleiner und spärlicher, und fangen überdies an, Stärke zu führen. Im zentralen Teil, wo die Stärkekörner am größten werden, sieht man zunächst nichts von Chromoplasten; aber eine Untersuchung mit Ölimmersion bei geöffnetem Abbe zeigt selbst auf den großen Stärkekörnern einen Chromoplastenrest in Form eines tiefgelben, scharf begrenzten Fleckes. Je 1—2 Parenchymschichten um jeden Strang enthalten reichlichere Chromoplasten mit weniger und kleinkörniger Stärke, weshalb eben die Stränge makroskopisch stärker gelb erscheinen. Aber auch die lebenden Zellen der Stränge selbst führen spärlich winzige Chromoplasten.

Die Epidermis-Chromoplasten enthalten in deutlichster Weise wenige, relativ grobe Grana in farblosem Stroma. Die Grana in den Chromoplasten des übrigen Gewebes sind zwar ebenfalls grob, aber zahlreich und dicht gedrängt, so daß vom Stroma meist nichts zu sehen ist; wo stellenweise sichtbar, ist es ebenfalls vollkommen farblos. Chlorophyll scheint somit im ganzen Organ vollständig zu fehlen.

b) Die Schwellpolster enthalten überall ebensolche Chromoplasten, auch in den gestreckten Zellen des eigentlichen Schwellgewebes. Dasselbe gilt auch für *c)* die Basis der Fiederblättchen-Mittelrippe; nur seitlich, am Übergang in das Mesophyll (welches reine Chloroplasten führt) finden sich stellenweise Intermediärplastiden.

33) **Stevensonia grandiflora* (Peradeniya, Garten, Topfpflanze). Die Blätter sind nicht gefiedert, sondern nur an der Spitze tief ausgeschnitten; der Rand ist gesägt, mit abwechselnd tieferen und flacheren Einschnitten, in deren jedem ein Seitennerv ersten Grades endigt. Der Blattstiel (die Blattscheide ist noch verdeckt), die dicke Mittelrippe, die erwähnten Seitennerven und ein schmaler, nur am Grunde der tieferen Einschnitte bis 1 mm Breite erreichender Randstreif der Lamina sind (bei noch nicht baumförmigen Pflanzen) intensiv feuerrot-orange.

a) Die Blattmittelrippe ist im ganzen Querschnitt orange, aber ein schmaler Streif ringsum, die Rinde außerhalb der Stränge umfassend, ist besonders intensiv gefärbt. Die Chromoplasten verhalten sich ganz wie bei *Cocos*, nur sind sie tief orange statt gelb, die Grana sind sehr klein, Stärke fehlt (daher die Chromoplasten

überall ohne weiteres deutlich), die Umgebung der Stränge ist nicht bevorzugt. Auch enthält die Epidermis hier meist nicht Chromoplasten, sondern kleine, granulöse Leukoplasten; stellenweise aber sind deren Granula blaßgelb, so daß die Plastiden Intermediärgebilde zwischen Leuko- und Chromoplasten darstellen.

b) Blattrand. Chromoplasten von gleicher Beschaffenheit wie in der Mittelrippe, nur oft stärkehaltig, und die Grana gröber, oft sehr deutlich als kleine Tröpfchen erkennbar. Das Stroma ist, soweit überhaupt sichtbar, vollkommen farblos. Auch in allen lebenden Zellen des Xylems und Phloëms der Stränge finden sich kleine Chromoplasten; selbst in den Zellen der Sklerenchymscheiden fehlen sie nicht, sind aber hier so klein und in dem engen Lumen schwer zu sehen, daß ich sie erst bei Anwendung der Karotinreaktion bemerkte. Die Epidermis enthält sehr kleine Intermediärplastiden (Leuko-Chromoplasten) mit blaßgelben Granis.

An der Grenze gegen das grüne Gewebe der Lamina gehen die Chromoplasten ziemlich plötzlich durch Intermediärplastiden mit relativ groben, gelben bis hellgelben, lockerer angeordneten Granis und blaßgrünem Stroma in die gleichgroßen Chloroplasten über, welche ebensolche aber farblose Grana enthalten.

34) **Thrinax radiata* (Buitenzorg, Garten, mittelgroßes Topfexemplar). Der zweischneidige Blattstiel ist gelb mit grünlichem Mittelstreif beiderseits. Sein über die fächerförmige Spreite hinausragender zungenartiger Fortsatz und die benachbarte zentrale Spreitenpartie (von zirka $1^1/_2$ cm Radius) sind von brennend oranger Farbe.

a) Blattstiel. In der Epidermis überall kleine, dicht granulöse Chromoplasten, teils gelb, teils orange. In den Schließzellen sind die Plastiden blaßgrün mit spärlichen gelben Granis. In dem übrigen peripherischen Gewebe zahlreiche plankonvexe, orange Chromoplasten, rundlich bis etwas gestreckt, relativ groß, der größere Durchmesser bis 6 μ, mit sehr dicht gepackten, ziemlich groben Granis. Weiter nach innen zunächst, besonders um die Stränge herum, dünnere gelbe Chromoplasten mit wenigen kleineren Granis, die z. T. gruppenweise zu größeren Körnchen vereinigt scheinen; das hier deutlich sichtbare Stroma ist teils ganz farblos, teils grünlich. Noch weiter nach innen folgen blaßgrüne Chloroplasten.

Die grünlichen Mittelstreifen des Blattstiels enthalten unter der Lupe zahlreiche grüne Fleckchen in gelbem Grunde. Diese Fleck-

chen sind Nester von Zellen im peripherischen Gewebe, welche Intermediärplastiden mit ausgesprochen grünem Stroma und locker gelagerten gelben Granis führen. Sie liegen unter Spaltöffnungen, aber sicher nicht unter allen; ob sie auch unabhängig von Spaltöffnungen vorkommen, habe ich nicht mit Bestimmtheit konstatiert.

b) Der Blattstielfortsatz und das Zentrum der Lamina sind in der ganzen Masse gleichmäßig gefärbt; alle parenchymatischen Zellen enthalten zahlreiche Chromoplasten von derselben Beschaffenheit wie im peripherischen Gewebe bei *a)*; nur in der Epidermis sind sie auch hier klein. Auch die Schließzellen sind mit orangen Chromoplasten angefüllt.

35) *Latania Verschaffelti* (Buitenzorg. Garten, kleines Topfexemplar). Blattstiel mit intensiv gelben Kanten, im übrigen gelblichgrün. Ein schmaler Randstreif der Lamina und die Nerven unterseits sind rot.

a) Blattstiel. Das peripherische Gewebe erscheint an Schnitten überall (nicht nur an den Kanten) rein gelb. Epidermis mit winzigen gelben Chromoplasten (nur in den Schließzellen Plastiden fast farblos), eine bis mehrere folgende Schichten mit ebensolchen etwas größeren. Das nach innen folgende Gewebe enthält größere Intermediärplastiden von bräunlicher bis fast rein grüner Farbe. Im zentralen Gewebe finden sich aber merkwürdigerweise wieder kleinere, rein gelbe Chromoplasten mit völlig farblosem Stroma.

Die intensiv gelbe Farbe der Kanten rührt daher, daß hier das chromoplastenführende peripherische Gewebe aus doppelt so vielen Zellschichten besteht und zahlreichere Chromoplasten pro Zelle enthält; die grünliche Farbe der mittleren Gewebeschichten wird dadurch gänzlich maskiert.

b) Die Färbung des Randes der Lamina und der Nerven wird bei dieser Spezies durch roten Zellsaft verursacht, daneben finden sich aber auch gelbe Chromoplasten.

Bei einer großen Freilandpflanze dieser Spezies im Buitenzorger Garten sind die Blattstiele ebenfalls gelb, und zwar in ihrer ganzen Ausdehnung.

36) *Verschaffeltia splendida* (Buitenzorg. Garten, kleines Topfexemplar), mit ungeteilten, tief ausgerandeten Blättern. Blattstiel und Mittelrippe rot, ein schmaler Streif am Rande der Lamina gelb.

Die rote Farbe des Stiels rührt von rotem Zellsaft in vielen

Rindenzellen her. Außerdem enthalten aber alle Zellen der dünnen Rinde (mit Ausschluß der Epidermis) und der folgenden Schichten, bis ziemlich weit ins Zentralgewebe hinein, gelbe Chromoplasten, deren Farbe äußerlich durch den roten Zellsaft ganz verdeckt ist. Die Chromoplasten sind zum Teil nahezu kugelig, wie sonst gewöhnlich, meist aber haben sie die exzeptionelle Form ganz flacher, dünner, rundlicher oder ovaler Scheiben von relativ stattlicher Größe (bis zu $7 \times 4\,\mu$). Das Stroma ist farblos, die kleinen Grana teils gleichmäßig zerstreut, und ungewöhnlich deutlich zu sehen, teils lokal zusammengedrängt, oft einen dichten Kranz an der Peripherie der Plastide bildend. Blaßgrüne Chloroplasten, im Gegensatz zu den Chromoplasten stärkehaltig, finden sich nur um die Stränge im zentralen Gewebe.

Im schmalen Blattrand enthält das ganze Parenchym, auch die Epidermis, dicht granulöse, dunkelgelbe Chromoplasten[1]).

37) *Desmoncus spec.* (Buitenzorg, Garten, große Pflanze). Bei dieser amerikanischen Kletterpalme sind die zu starken Haken umgebildeten oberen Blattfiedern am eben ausgewachsenen Blatt noch grün, werden aber bald, von der Basis und der Oberseite aus beginnend, gelblich und dann ziemlich intensiv gelb. Untersucht wurde ein jüngeres Blatt, dessen Haken erst zum Teil hellgelb geworden waren. Ein Querschnitt durch den basalen Teil eines solchen Hakens ist in der ganzen Ausdehnung gelb; überall finden sich Chromoplasten, welche im peripherischen Gewebe der Oberseite fast orange, im inneren Gewebe (wo sie viel Stärke führen) gelb sind; nur den Strängen entlang finden sich noch einzelne Zellen mit Chloroplasten.

Auch die Schwellpolster der Fiedern und die Stacheln an Blattstiel und Rhachis sind bei diesem Objekt gelb.

38) *Daemonorops longispathus* (Buitenzorg, Garten, großes Exemplar). Mehr oder weniger grell gelb gefärbt sind, außer Blattscheiden, Blattstielen, Rhachis und Schwellpolstern, auch die Stacheln an Blattstiel und Rhachis und insbesondere die kurzen, krummen, in Halbkreisen auf gemeinsamer schwieliger Basis sitzenden Ha-

[1]) Bei kleinen Topfexemplaren von *Nephrosperma van Houtenianum* sind Blattstiel und Mittelrippe ganz ebenso gefärbt, wie bei *Verschaffeltia*, enthalten jedoch keine Chromoplasten, sondern neben rotem Zellsaft nur blasse Chloroplasten.

ken des Flagellums (welches selbst grün ist); nur die Spitzen dieser Haken sind schwarz (Membranfärbung). Schnitte durch diese Haken und durch die Schwiele zeigen überall, auch in der Epidermis, intensiv gelbe Chromoplasten.

Ähnlich verhält es sich, nach dem Aussehen zu urteilen, noch bei vielen anderen *Calameae*, insbesondere pflegen die Stacheln am Blattstiel und an der Rhachis sowie am Flagellum (hier die Schwielen mit einbegriffen) auch dann mehr oder weniger gelb zu sein, wenn alles Übrige grün ist. Bei einigen *Calamus*-Arten sah ich auch den auf dem Boden liegenden Stamm oberseits gelb gefärbt.

XIII. Araceae.

39) *Pothos aurea* (Buitenzorg, Garten, in der *Livistona*-Allee), eine hochkletternde Liane mit bis mehrere *cm* dickem Stamm, welcher durch seine an der Lichtseite intensiv dunkelgelbe Farbe auffällt. Diese Farbe rührt vom Kork her, welcher aus mehreren Schichten sehr dickwandiger, fast lumenloser, abgeflachter Zellen mit tiefgelber Membran besteht. Außerdem erscheint aber am Querschnitt auch das innere Rindengewebe (vielleicht schon zum Perizykel gehörig) gelb gefärbt, obwohl viel heller. Dieses enthält reichlich Plastiden mit kleinen Stärkekörnern und relativ wenigen aber großen hellgelben Tropfen, welche nichts Anderes als ungewöhnlich große Grana sein können; zuweilen findet sich nur ein großer Tropfen pro Plastide, welcher die Stärkekörner an Größe übertrifft. Die Begrenzung des farblosen Stromas ist an lebendem Material kaum deutlich zu erkennen; sie wird aber deutlich durch Behandlung mit Jodjodkali, wobei sich die gelben Grana (wie auch bei anderen Objekten) schmutziggrünlich färben. In verletzten Zellen sind die Plastiden zerflossen und man findet nur die isolierten gelben Grana.

40) **Zamioculcas Loddigesii* (Buitenzorg, Garten, im Schattenpflanzenquartier). Die Blattachsel (ein schmaler Streif an der Grenze des Blattstiels und Stengels) ist dunkel schmutzigrot; von hier aus erstreckt sich die Farbe, allmählich abnehmend, einerseits auf die Oberseite des kurzen Blattstiels über den größeren Teil seiner Länge, am weitesten an den zwei schmalen Flügelkanten, andererseits an der Oberseite des schräg stehenden Stengels etwas hinab,

wieder am weitesten an zwei schmalen Kanten, die von der Blattstielbasis herablaufen.

Im Basalteil des Blattstiels führen zirka 6--8 subepidermale Zellschichten Intermediärplastiden mit mehr oder weniger zahlreichen, tief orangeroten Granis; diese sind im blaßgrünlichen Stroma gleichmäßig verteilt. von variabler Größe; die größeren sind unregelmäßige Körner, sie scheinen aus winzigen Tröpfchen zusammengesetzt zu sein. Ein allmählicher Übergang führt zu den reinen Chloroplasten des inneren Gewebes, welche größer sind und allein Stärke führen. Die Epidermis enthält im Blattstiel wie im Stengel Leukoplasten (oder vielleicht sehr blasse Chloroplasten). In der Blattachsel jedoch, wo die Färbung am stärksten ist, finden sich auch hier Intermediärplastiden, welche bei schwächerer Vergrößerung rot aussehen; sie sind zahlreicher und merklich größer als die Leukoplasten der übrigen Epidermis[1]).

XIV. Flagellariaceae.

41) **Flagellaria spec.* (Buitenzorg, Lianenquartier, XV A Nr. 84).

Die Rankenspitze der erwachsenen Blätter gelb, an der Außenseite stärker (an der noch wenig gekrümmten, weichen Rankenspitze junger Blätter ist die Färbung grünlich). Ursache: gelbe Chromoplasten mit groben Granis im ganzen parenchymatischen Gewebe; nicht eingehender untersucht.

Ähnlich, aber schwächer, ist die Rankenspitze noch bei mehreren weiteren *Flagellaria*-Arten gefärbt, während sie bei anderen Arten grün ist[2]).

[1]) Eine merkwürdige Färbungsursache fand ich in dem stark rot angelaufenen großen Gelenk von *Holochlamys guineensis:* die Zellen der dünnen Rinde enthalten (neben blassen Chloroplasten) eine Menge im Zellsaft suspendierter kleinster Körnchen (oder Tröpfchen?) von tief bräunlichroter Farbe; in Schwefelsäure lösen sie sich ohne Farbenänderung, bestehen also nicht aus Karotin. Ähnliches, nur in geringerem Grade, beobachtete ich auch im Gelenk von *Spathiphyllum spec.* und in den hellbräunlichen Blattscheiden von *Dieffenbachia eburnea* und *D. Bausei.*— Sonst rühren die bei den *Araceae* vorkommenden roten Färbungen, soweit gesehen, von rotem Zellsaft her. Nur in den orangebraunen Luftwurzeln von *Philodendron calophyllum* (Kew) fand ich daneben eine braune Membranfärbung in Epidermis und Exodermis.

[2]) Bei einer Spezies fand ich die Rankenspitze nur an der Innenseite gelblich; das rührte von gelbgefärbten Mittellamellen des dickwandigen Gewebes dieser Seite her.

XV. Liliaceae.

42) **Smilax oxyphylla* (Buitenzorg. Lianenquartier, XV A Nr. 93 A).

Die jungen Partien der Langtriebe sind grün, die älteren, schon blattlosen, aber noch keineswegs dem Absterben nahen Teile derselben sind gelb bis rötlichgelb, je nach dem Individuum in verschiedenem Grade. Sie enthalten überall rundliche Chromoplasten, deren Farbe von leuchtend gelb bis orangegelb variiert. Am zahlreichsten und größten sind dieselben im Rindengewebe, kleiner in der Epidermis, noch kleiner und spärlich in den Sklerenchymfasern und im Parenchym des Zentralzylinders, soweit dieses nicht mit Stärke überfüllt ist. Die Grana sind sehr dicht gedrängt; bald sind sie mittelgroß und zahlreich, bald sind es nur wenige (etwa 3—6) große Tropfen. Soweit das Stroma erkennbar ist, erscheint es völlig farblos, Chlorophyll scheint also im ganzen Organ vollkommen zu fehlen [1]).

— Ich habe ferner im Sukkulentenhaus in Kew bei einer Reihe von Aloineen Färbungen beobachtet, welche von Chromoplasten herrührten [2]).

43) *Haworthia Reinwardii* und *H. coarctata*. Die dicken, aufrechten Blätter sind in ihrer ganzen Ausdehnung mehr oder weniger rot bis braunrot, und zwar an der Außenseite (morphologischen Unterseite), besonders näher der Spitze, stärker und reiner rot als an der schwächer beleuchteten Innenseite. Abgesehen von der Epi-

[1]) Ältere Ranken dieser Spezies sind gelbbraun bis rotbraun; das rührt aber hier von einer Färbung der Membranen der Epidermis- und Rindenzellen her.

[2]) Hier ist auch die Beobachtung von Molisch (7) zu erwähnen, daß bei vielen *Aloë*-Arten die Blätter sich im Freien bei Sonnenlicht nach längerer Zeit (zirka 16 Tagen) an der Oberseite braun bis braunrot färben; im Dunkeln erfolgt schon in kürzerer Zeit (nach 9 Tagen) wieder vollständiges Ergrünen; aber auch bei dauernder starker Beleuchtung im Laufe des Sommers sollen die Blätter, mit Ausnahme der sehr alten, allmählich wieder grün werden. Die Farbenänderung beruht darauf, daß die Chloroplasten der oberen Mesophyllschichten braun bis rot werden (ihr Chlorophyll soll vollständig schwinden, was wohl einer Nachprüfung bedarf); nach innen zu nimmt die rote Farbe ab und macht schließlich einer rein grünen Farbe Platz. Bei *Aloë minor* kann sich die Rotfärbung auch auf die Leukoplasten des inneren chlorophyllfreien Gewebes erstrecken. Über die Struktur der Plastiden macht Verf. keine Angaben. Hingegen hat er die Anwesenheit von Karotin nachgewiesen.

dermis und dem zentralen Wassergewebe, welche farblos sind, enthält das gesamte Gewebe Chromoplasten, welche in den äußeren Zellschichten groß und zahlreich sind, nach dem Zentrum zu an Zahl und Größe abnehmen. Sie sind mehr oder weniger grob granulös, die tropfenförmigen Grana haben eine etwa karminrote Farbe von variierender Intensität; das Stroma scheint meist ganz farblos zu sein. Nur in der subepidermalen Zellschicht, wo die großen, sehr dicht gelagerten Plastiden zugleich so dicht granulös sind, daß das Stroma nicht sichtbar ist, haben sie keine rote, sondern eine unbestimmte, schmutzig hellbräunliche Farbe, welche wahrscheinlich von einer Beimengung von Chlorophyll herrührt.

44) *Gasteria cheilophylla*. Das ganze Blatt ist schwärzlich mit blassen Knötchen. Mehrere subepidermale Zellschichten beiderseits führen Intermediärplastiden von tief rotbrauner Farbe mit kleinen, roten, sehr dicht gelagerten Granis. Das zentrale Gewebe ist grün.

45) *Gasteria nigricans var. crassifolia*. Die Blätter sind grün, nur ihre scheidige Basis ist rot; am Rande ist die rote Farbe am intensivsten und zieht sich auch etwas höher hinauf. Ich hatte nur ein Stückchen eines Randstreifs zur Verfügung. Hier enthält das gesamte Gewebe, auch die Epidermis nicht ausgenommen, prächtige karminrote Chromoplasten; in der Epidermis sind sie klein, meist um den Kern herum gruppiert, in den übrigen, wenigen Zellschichten groß und zahlreich, sehr dicht granulös.

46) *Aloë capitata*. Blätter grün, ihr Scheidenteil stark rot angelaufen bis rein rot. Ein Querschnitt durch die Scheide zeigt außen unter der dicken, farblosen Epidermis einen roten und weiter einen grünen Streifen, die Innenseite ist von farblosem Wassergewebe eingenommen. Der rote Streifen besteht aus mehreren Zellschichten mit zahlreichen großen Plastiden, welche nach innen allmählich in Chloroplasten übergehen. Merkwürdig ist, daß in der subepidermalen Schicht sich Zellen mit verschieden gefärbten Plastiden nebeneinander finden: tief blutrot, rotbraun, hell bräunlich, vereinzelt auch grün; bei Immersion zeigt sich, daß die Grana überall rot gefärbt sind und die verschiedene Farbe der Plastiden von der relativen Zahl der Grana und der variierenden Färbung des Stromas abhängt; dieses scheint in den tiefroten Plastiden ganz farblos zu sein, in den übrigen ist es grünlich bis blaßgrün.

Im wesentlichen ebenso verhält sich auch *Aloë consobrina*, nur sind hier die Farben der Plastiden etwas weniger mannigfaltig. Ich

überzeugte mich hier, daß die Spaltöffnungen keinen Einfluß darauf haben.

47) *Aloë ferox.* Die Blätter sind bei den meisten Exemplaren rein grün; nur bei einem Exemplar fand ich sie oberseits mehr oder weniger braunrot, besonders am Rande, was von roten Plastiden in mehreren subepidermalen Schichten herrührte (nicht genauer untersucht). Der Gärtner erklärte das exzeptionelle Verhalten dieses Individuums dadurch, daß es die Wurzeln eingebüßt habe und kürzlich umgepflanzt worden sei, also an Wassermangel leide; er gab an, daß er durch Trockenhalten alle Aloineen dazu veranlassen könne, ihre Blätter rot zu färben[1] [2]).

[Nach Schimper's Angabe (8, S. 163; Abbildung Taf. III, Fig. 20) sind die Luftwurzeln von *Hartwegia comosa*, wenn sie direkt im Sonnenlicht wachsen, an der Lichtseite schmutzigbraun; die Plastiden sind hier „infolge partieller Zerstörung des Chlorophylls durch das Licht" nur blaßgrün gefärbt und enthalten eine große Anzahl „braunroter Tröpfchen oder nichtkristallinischer Körnchen"; diese befinden sich vorwiegend in der Mitte der Plastide, den Rand oft ganz freilassend. In beschatteten, grün gefärbten Wurzeln enthalten die Chloroplasten keine solchen Körner.

[1]) Das mag im allgemeinen zutreffen, aber wohl nicht für alle Aloineen. Daß spezifische Befähigungen hier jedenfalls eine hervorragende Rolle spielen, zeigt der Umstand, daß die oben beschriebenen Nr. 43—46 mehr oder weniger rot waren (und zwar, soweit mehrere Exemplare vorhanden, durchgängig in derselben, spezifisch charakteristischen Weise), während verschiedene andere Spezies derselben Gattungen, in demselben Sukkulentenhause mit vorigen durcheinander stehend, rein grün blieben.

Zum Vergleich mit *Aloë ferox* ist es von Interesse, daß ich auch bei einem im Freien stehenden, blühenden Topfexemplar von *Agave potatorum* (*Amaryllidaceae*) die ausgebreiteten unteren Blätter oberseits mehr oder weniger braunrot gefärbt fand; die Färbung war im Ton der bei *Aloë ferox* ganz ähnlich, und dürfte wohl auch in diesem Fall durch Wassermangel (infolge des Blühens) veranlaßt sein. Sie rührt aber nicht, wie dort, von der Rötung der Chloroplasten her, sondern von intensiv rotem Zellsaft in den obersten Schichten des Palissadenparenchyms, während die Chloroplasten rein grün geblieben waren.

[2]) Bei *Cordyline indivisa* (Kew) sind die Mittelrippe und die stärkeren Nerven des Blattes beiderseits gelbbraun. Ursache: gelbe Kutikula und gelbe bis braune Membranen mehrerer peripherischer Sklerenchymschichten. — Bei *Phormium tenax* (Kew) sind die schmalen Blattränder sowie der First der unterseits kielartig vorspringenden Mittelrippe braunrot. Ursache: tiefgelbe, dicke Kutikula, in Verbindung mit rotem Zellsaft in vielen zerstreuten Zellen.

Diese Beschreibung stimmt ganz mit dem überein, was ich bei manchen meiner Objekte beobachtet habe; die Plastiden der Lichtseite sind typische Intermediärplastiden].

XVI. Marantaceae.

48) *„*Maranta spec.*, Neu-Guinea" (Buitenzorg, Schattenpflanzenquartier).

a) Das lange Gelenk der großen Blätter ist schmutzig grünlichgelb. Die außerhalb des farblosen Schwellgewebes liegende Rinde enthält Intermediärplastiden mit blaßgrünem Stroma und kleinen körnchenartigen, stark gelben, gleichmäßig locker zerstreuten Granis. Auch im peripherischen Gewebe des Zentralzylinders (sein inneres Gewebe ist farblos) finden sich gelbe Grana in den spärlichen kleinen Plastiden; das Stroma derselben ist hier noch blasser, bis ganz farblos.

b) In dem blaß gelblichgrünen Blattstiel enthält die dünne Rinde reine Chloroplasten; aber das peripherische Gewebe des Zentralzylinders zeigt dasselbe Bild wie unter *a)*. Das Verhalten ist hier also gerade umgekehrt wie gewöhnlich, wo die Chromoplasten sich im äußeren, die Chloroplasten im inneren Gewebe befinden.

c) Die Blattmittelrippe ist ähnlich gefärbt wie das Gelenk, doch blasser. Sie enthält blasse Chloroplasten, welche in vielen (aber nicht allen) Zellen gelbe Grana führen.

49) *Actoplanes cannaeformis* Schum. (daselbst).

Das Blattgelenk ist oberseits schmutziggelblich, unterseits blaßgrünlich. Die 1—3 Zellschichten zwischen Epidermis und Schwellgewebe enthalten an der Oberseite Chromoplasten mit gelben Tröpfchen, während sich an der Unterseite nur reine, blasse Chloroplasten finden.

(Burmanniaceae).

Die chlorophyllfreie, saprophytische *Apteria setacea* enthält nach Johow (6, p. 420) im Stengelparenchym goldgelbe Chromoplasten mit kleinen Stärkekörnchen; ihre Farbe wird aber durch den violetten Zellsaft der peripherischen Zellschichten maskiert. — Schimper (8, S. 136) führt unter Berufung auf Johow auch noch *Burmannia capitata* an, aber wohl irrtümlich, da Johow für diese Pflanze keine Chromoplasten, sondern nur violetten Zellsaft angibt.

XVII. Orchidaceae.

Diese Familie hat mir bei weitem das größte Kontingent von Untersuchungsobjekten geliefert. Bei nicht weniger als 32 Arten aus 18 Gattungen habe ich das Vorkommen von Chromoplasten resp. Intermediärplastiden konstatiert; davon entfallen 4 Arten auf chlorophyllfreie Saprophyten, 6 Arten auf wurzelkletternde Lianen (*Arachnanthe-*, *Vanda-* und *Vanilla-*Arten), die übrigen 22 Arten aus 13 Gattungen sind Epiphyten [1]). Chromoplasten können in allen möglichen vegetativen Organen vorkommen, in der Blattlamina allerdings meist nur an der Basis, dem Rande und der Mittelrippe; nur in Erdwurzeln habe ich sie nicht gesucht. — Ich beschreibe im folgenden wieder nur eine Auswahl der untersuchten Objekte.

50) *Lycaste Deppei* (Tjibodas, Garten). Mehr oder weniger gelb gefärbt sind an dem nicht knolligen jungen Trieb die paar unterhalb des Laubblatts befindlichen Niederblätter, sowie der äußerste Rand, der Mittelnerv und die Spitze des jungen Laubblattes; an dem knollig angeschwollenen, eine junge Infloreszenz tragenden Trieb die Knolle selbst mit Ausnahme des Basalteiles, sowie Basis, Rand, Spitze und oberer Teil der Mittelrippe des erwachsenen Laubblattes.

a) Junges, noch zusammengefaltetes Blatt. In der Mittelrippe und dem Randstreif enthält die Epidermis nebst mehreren angrenzenden Zellschichten dunkelgelbe Chromoplasten, die in dem inneren Gewebe allmählich in Chloroplasten übergehen.

Außerdem hat die Außenseite (morphologische Unterseite) des Blattes in ihrer ganzen Ausdehnung einen sehr leichten gelblichen Anflug; trägt man einen dünnen Flächenschnitt ab, so erscheint dieser deutlich gelb, das bloßgelegte innere Gewebe hingegen rein grün. Es zeigt sich, daß die Epidermiszellen der ganzen Außenseite dunkelgelbe, sehr kleine und dicht granulöse Chromoplasten enthalten, von unregelmäßiger Form, etwas gestreckt und z. T. gekrümmt; auch die subepidermale Zellschicht führt (aber nicht durchgängig) Chromoplasten, welche größer, heller und weniger dicht gebaut sind

[1]) Die Namen der Arten, welche nicht im Garten mit einer Etikette kultiviert werden, wurden mir von Herrn J. J. Smith in Buitenzorg, dem Kenner der javanischen Orchideen, angegeben. Viele derselben wachsen im Buitenzorger Garten scheinbar spontan, sind aber in Wirklichkeit absichtlich an den Bäumen angebracht worden.

als in der Epidermis und deutlich kleine, gelbe Grana in farblosem Stroma erkennen lassen. — An der Innenseite (der morphologischen Oberseite) der Lamina sind Chromoplasten nicht vorhanden, die Epidermis enthält Leukoplasten.

b) In den erwachsenen, entfalteten Blättern ist die ganze Oberseite der Lamina deutlich gelblich. Die Epidermiszellen enthalten dichtkörnige Chromoplasten, welche bedeutend größer sind als in der unterseitigen Epidermis des jungen Blattes. 2—3 subepidermale Zellschichten enthalten noch größere, heller gelbe Chromoplasten mit ziemlich groben Granis, die folgenden 1—2 Schichten führen Intermediärplastiden mit gelben Granis in grünem Stroma und bilden den Übergang zu den reinen Chloroplasten des unterseitigen Gewebes. Die Unterseite erscheint makroskopisch grün; ihre Epidermis führt zwar noch Chromoplasten, aber diese sind jetzt nur noch hellgelb und führen nur wenige locker gestellte Grana, repräsentieren also schon einen Übergang zu Leukoplasten; eine Ausnahme bilden die die Stomata umgebenden Zellen, welche keine Chromoplasten, sondern blasse Chloroplasten führen. Die subepidermale Zellschicht führt jetzt Chloroplasten, welche nur stellenweise noch gelbe Grana aufweisen.

Die Entwicklung der Plastiden an beiden Blattflächen ist also eine gerade entgegengesetzte. Nach der Entfaltung des Blattes bilden sich an der Oberseite in mehreren Zellschichten Leuko- und Chloroplasten zu Chromoplasten um, während an der Unterseite die in der Jugend vorhandenen Chromoplasten sich mehr oder weniger zurückbilden und zum Teil in Chloroplasten umwandeln. Das ist ein sehr deutlicher Fall der Abhängigkeit der Chromoplastenbildung vom Licht, denn sowohl im jungen wie im erwachsenen Zustande ist es die stärker beleuchtete Seite, welche Chromoplasten führt. Daß jedoch nicht allein das Licht maßgebend ist, zeigt das Verhalten des stets und beiderseits gelb gefärbten Randstreifs sowie der noch zu besprechenden Teile.

c) Verschmälerte Basis des erwachsenen Blattes. Beiderseits dunkelorange Chromoplasten in der Epidermis (auch in den Schließzellen, doch hier hellgelb) und den 1—2 subepidermalen Schichten; in der Mittelrippe und am Rande in zahlreicheren Schichten. Das innere, makroskopisch grünliche Gewebe mit Intermediärplastiden, die hier zum Teil sehr anschaulich ausgebildet sind: stark grünes Stroma mit dunkelorangen Granis.

d) Niederblätter. Ähnlich, doch Chromoplasten im ganzen Organ, nur im inneren Gewebe zum Teil mit grünlichem Stroma.

e) Knolle. Im Querschnitt ein peripherischer Streifen gelb, an der Lichtseite breiter und etwas intensiver gefärbt als an der Schattenseite. Die Chromoplasten in den äußersten Zellschichten tief orange, nach innen zu heller, dann in Intermediärplastiden übergehend. Das sehr blaß grünliche innere Gewebe mit Stärkekörnern, welche von der sie umhüllenden Chloroplastensubstanz ganz schwach grün erscheinen.

51) *Liparis compressa* (im Walde von Tjibodas). Die reitenden Niederblätter orange, die jüngsten bräunlich.

a) Die älteren Niederblätter enthalten zahlreiche intensiv orangerote Chromoplasten, welche ganz von ziemlich großen, sehr dicht gelagerten Granis erfüllt scheinen. Nur in einzelnen Zellen mit helleren Chromoplasten ist deren Stroma grünlich. In den jungen Niederblättern sind die Plastiden mehr braun (durch Beimischung grüner Stromafärbung), im inneren Gewebe bräunlichgrün. Die Chromoplasten entstehen hier also aus Intermediärplastiden durch Schwinden des Chlorophylls.

b) Der Stengel ist grün, aber die Chloroplasten der peripherischen Rindenschichten enthalten zerstreute kleine, rote Grana.

c) Die Luftwurzel ist unter dem Velamen orange gefärbt. Das Rindengewebe führt kleine Plastiden mit deutlich blaßgrünem Stroma und peripherisch gelagerten, kleinen Granis. Die Wurzelspitze ist am intensivsten gefärbt, doch auch hier ist schon das Stroma der Plastiden grünlich.

52) *Dendrobium mutabile* (in der Vorgebirgsregion bei Buitenzorg gesammelt). Die jüngeren Stengel sind gelblich, was aber ausschließlich von der gelbgefärbten Kutikula herrührt, welche die blaßgrüne Farbe der Plastiden verdeckt. Nur die Blattscheiden enthalten blaßgelbe Chromoplasten. — Die älteren, blattlosen Stengel und die Knollen fallen durch ihre dunkelrote Farbe auf, welche aber wieder nicht durch Chromoplasten, sondern durch den Zellsaft verursacht ist.

53) *Coelogyne miniata* (in Tjibodas und auch anderwärts in Gebirgswäldern nicht selten) ist eines der auffallendsten und günstigsten Objekte. Die Knollen, Stengel, Niederblätter, Blattstiele, Luftwurzeln (diese unter dem Velamen) sind je nach den Umständen rötlichbraun bis rot mit schwach bräunlichem Ton. Alle enthalten

zahlreiche Chromoplasten von roter Farbe mit mehr oder weniger bräunlichem Stich.

In der Knolle finden sich die Chromoplasten, welche hier am größten werden, im ganzen peripherischen Gewebe, besonders um die Stränge gehäuft; daher treten diese im Querschnitt der Knolle schon makroskopisch als tiefrote Punkte auf blaßrotem Grunde hervor. Die Struktur der Chromoplasten ist so dicht, daß direkt nichts von ihr zu erkennen ist. Hellt man aber die Schnitte durch Aufbewahrung unter Glyzerinzusatz auf, so erkennt man bei Ölimmersion deutlich die Grana als relativ große, rote Tropfen; wenn sie stellenweise ein peripherisches Stückchen des Stromas freilassen, erweist sich dieses als schwach grünlich.

Im Stengel führt die Rinde große, das Mark kleine Chromoplasten. Die Grana sind hier noch dichter gedrängt, als in der Knolle, und selbst bei Aufhellung mit Glyzerin nur andeutungsweise erkennbar, besonders an der unebenen, aus kleinen Kreisabschnitten zusammengesetzten Umrißlinie der Chromoplasten. Daß das Stroma auch hier etwas chlorophyllhaltig sein muß, läßt sich nur indirekt aus dem bräunlichroten Farbenton der Chromoplasten entnehmen.

Im Blattstiel sind die Grana weniger dicht gedrängt, so daß sie nebst dem grünlichen Stroma besser sichtbar sind.

In der Luftwurzel finden sich kleine Chromoplasten sowohl in der Rinde als auch im Mark.

Auch das grüne Laubblatt hat eine gewisse Tendenz, braun zu werden. Die Nerven sind oft schon in recht jungen Blättern bräunlich und führen Intermediärplastiden in der Strangscheide; ältere Blätter sind oft großenteils braun.

54) *Coelogyne Rochusseni* (Buitenzorg, Orchideenquartier, a 21). Die rötlichbraune Farbe der Luftwurzeln ist in erster Linie durch die braunen Membranen der äußeren Velamen-Schichten bedingt. Daneben auch bräunliche Intermediärplastiden in der Rinde, mit deutlich grünem Stroma und roten Granis; Grana meist wenige, an der Peripherie der Plastiden zerstreut, in einzelnen Zellen aber viel zahlreicher, so daß die Plastiden bei schwacher Vergrößerung braunrot erscheinen.

Die Wachstumszone der Wurzel ist blaß rötlich, ihre Spitze intensiv orangerot. Hier enthält das Periblem kleine Plastiden mit farblosem Stroma und zerstreuten roten Granis. Bei diesem Objekt

sind also die roten Grana primär vorhanden, das Chlorophyll im Stroma entsteht erst später.

55) *Grammatophyllum speciosum* (Kew, *Victoria*-Haus). Die mehrere *cm* lange scheidige Basis der Blätter ist gelb, die gelbe Partie ganz scharf gegen die grüne Farbe des übrigen Blattes abgesetzt. Sie enthält Chromoplasten im ganzen parenchymatischen Gewebe. Am zahlreichsten sind dieselben an der Außenseite, namentlich in mehreren subepidermalen Schichten; aber auch das Gewebe der makroskopisch farblosen Innenseite führt Chromoplasten, nur sind dieselben hier spärlich und klein; sehr kleine Chromoplasten finden sich auch in beiden Epidermen. Das Stroma der Chromoplasten ist vollkommen farblos. Die Grana erscheinen bei schwächerer Vergrößerung als zerstreute, ziemlich grobe Körner von oft gestreckter oder unregelmäßiger Form; bei Immersion zeigt sich aber ganz klar, daß sie aus kleinen, kugeligen Tröpfchen bestehen, welche zu mehreren in dichten Gruppen zusammengelagert sind.

Die gelben Blattbasen der erwachsenen Blätter sehen mehr oder weniger faltig und geschrumpft aus, man könnte daher vermuten, daß es sich hier um eine Altersvergilbung handelt. Das ist jedoch nicht der Fall, denn auch bei jüngeren, noch stark wachsenden Blättern weist der Basalteil (obwohl von den Scheiden der älteren Blätter umhüllt) schon die gelbe Farbe auf.

Im grünen Teil des Blattes, einige *cm* oberhalb der Farbengrenze, enthalten die Chloroplasten ähnliche Tröpfchen, wie im gelben Teil; dieselben sind in den peripherischen Zellschichten farblos, in den mittleren Schichten aber deutlich gelb.

56) *Pholidota articulata var. Khasyana* (Buitenzorg, Orchideenquartier, a 68).

Die ganze Pflanze ist grün, nur die Knolle mit leicht bräunlichem Schimmer. Trägt man durch einen Flächenschnitt die Epidermis ab, so erscheint diese deutlich rötlich. Alle Epidermiszellen, auch an der von Niederblättern verdeckten Basis der Knolle (also wohl unabhängig vom Licht), enthalten zahlreiche, kleine, intensiv rote Chromoplasten in dem ganzen Plasmawandbeleg verteilt; sie sind von rundlich eckiger Form, dicht granulös. Ebensolche Chromoplasten finden sich in geringerer Menge auch in 2—3 subepidermalen, chlorophyllfreien Zellschichten.

57) *Miltonia flavescens* (daselbst, a 132).

Die flachen, scharfrandigen Knollen sind gelb, am Gipfel und

an den Rändern am intensivsten gefärbt. Außer der gelben Epidermis-Außenwand finden sich ringsum dunkelgelbe bis fast orange Chromoplasten, in der Epidermis sehr klein, in der Rinde zahlreich und groß (bis 5 × 3·6 μ), weiter nach innen wieder spärlicher, nur um die Stränge mehr gehäuft. Sie sind kugelig oder elliptisch, dicht granulös und enthalten z. T. kleine Stärkekörner. Nur in der makroskopisch farblosen, zentralen Partie des dickeren Mittel- und Unterteils der Knolle finden sich spärliche blasse Chloroplasten, durch Intermediärplastiden in die Chromoplasten der peripherischen Gewebe übergehend.

Auch der kurze, zusammengefaltete Basalteil des Blätterpaares ist gelb; an den Kanten und den Blatträndern steigt die Färbung höher hinauf. Die Chromoplasten sind hier kleiner und heller als in der Knolle; Chloroplasten fehlen ganz.

58) **Pholidota imbricata* (Buitenzorg, Garten, beim Fremdenlaboratorium ein quasi spontanes Exemplar). Die Knollen und Blätter sind grün, doch fällt an den lederigen Laubblättern ihre trübe, etwas bräunlich grüne Farbe auf.

a) Erwachsenes Blatt. Die Epidermis enthält blaßgrünliche Leukoplasten; nur in den fast farblosen Plastiden der Schließzellen der Stomata finden sich kleine, orange Grana. Die 2—3 subepidermalen Zellschichten (auf beiden Blattseiten) enthalten Intermediärplastiden mit dunkel orangen Granis, die in der äußersten Zellschicht sehr zahlreich sind; das Stroma ist in der äußersten Zellschicht der Oberseite blaßgrün, in allen übrigen stark grün. Die Grana sind sehr ungleich, von relativ großen, unregelmäßigen Tropfen bis zu ganz kleinen; die großen sind vornehmlich im Innern gruppiert, daher die Plastiden oft braun mit grünem Saum erscheinen. Nach innen zu findet ein allmählicher Übergang durch Plastiden mit nur wenigen, kleinen Granis zu den reinen Chloroplasten der innersten Zellschichten statt.

In dem zirka 1 mm breiten Randstreif, welcher schon makroskopisch rötlichbraun aussieht, sind Grana in der ganzen Dicke des Chlorenchyms stark entwickelt.

b) Das junge Laubblatt an einem noch wachsenden Sproß ist ganz braun gefärbt. Es enthält in der ganzen Masse des Chlorenchyms Intermediärplastiden mit mehr oder weniger blaß grünem Stroma und mit orangen Granis; diese sind im peripherischen Gewebe wieder am zahlreichsten, von gleichmäßigerer Verteilung und

Größe als bei *a)*, indem große Grana fehlen. Beim Auswachsen des Blattes nimmt also der Chlorophyllgehalt zu, während die Grana im inneren Gewebe vollkommen schwinden, in den äußeren Schichten hingegen an Masse zunehmen.

c) Die Niederblätter an demselben Sproß verhalten sich ebenso wie *b)*, nur ist das Stroma der Plastiden überall nur ganz blaß grünlich, und die subepidermalen Zellen der dem Stengel anliegenden Innenseite enthalten kleinere, reine Chromoplasten.

59) * *Vanilla africana* (Buitenzorg, Lianenquartier).

a) Der kurze dicke Stiel des erwachsenen Blattes ist ziemlich intensiv bräunlichrot gefärbt, besonders an den drei Kanten und der nach oben gekehrten Flanke. Er enthält in der Epidermis Chromoplasten, deren sehr kleine, stark rote Grana in fast kontinuierlicher Schicht an der äußersten Peripherie gelagert sind, so daß die Chromoplasten bei schwächerer Vergrößerung farblos mit schmalem, rotem Saum erscheinen. Die peripherischen Rindenschichten führen zahlreiche braunrote, runde Chromoplasten, welche sich an den oben genannten bevorzugten Stellen durch besonders intensive Färbung auszeichnen; sie enthalten viele braunrote Grana, die meisten sehr klein, einzelne größer und oft unregelmäßig geformt; an den rötesten Stellen des Objekts sind die Grana besonders zahlreich, tief blutrot und durchschnittlich größer als anderwärts. Das Stroma scheint überall blaßgrün zu sein. — Im inneren Gewebe sind die Plastiden hell grünlichbraun, mit ebenfalls blaßgrünem Stroma, aber nur spärlichen, kleinen, braunroten Granis.

b) Am jungen noch weichen Blatt ist der Stiel gelblich. Die Epidermis führt reine Leukoplasten, die 1—2 peripherischen Rindenschichten führen Chromoplasten mit fast farblosem Stroma und weniger zahlreichen und weniger intensiv gefärbten Granis als bei *a)*; im inneren Gewebe reine, blaßgrüne Chloroplasten, durch Übergänge mit den Chromoplasten verbunden.

c) Die Luftwurzel enthält in Rinde und Mark überall Intermediärplastiden mit grünem Stroma und mehr oder weniger spärlichen, vornehmlich an der Peripherie zerstreuten, kleinen, roten Granis. Stärker rote Chromoplasten mit blaßgrünem oder wohl ganz farblosem Stroma finden sich in einzelnen Zellen der Exodermis nur an der einen (wohl der angehefteten) Seite der Wurzel; nach der Analogie mit anderen, z. T. noch zu besprechenden Objekten

zu schließen, dürften das wohl die Durchlaßzellen sein, was jedoch im gegebenen Fall nicht sicher konstatiert wurde.

60) **Vanilla Walkeriae* Wight (bei Dambulla in Mittel-Ceylon gesammelt, in Peradeniya untersucht), eine hochkletternde Liane mit fingerdickem Stamm, blattlos, nur an dem noch wachsenden Stengelteil mit Niederblättern, welche später abfallen. Die jungen Internodien nebst den Niederblättern sind braun (sie konnten nicht untersucht werden, da sie während des Transportes abstarben), kürzlich ausgewachsene Internodien sind grün mit leicht bräunlichem Ton, welcher auf der einen Seite (wohl der Lichtseite) stärker ist, die folgenden Internodien erscheinen rein grün; die alten, aber noch keineswegs dem Absterben nahen Internodien des unteren Stengelteils sind oft wieder mehr oder weniger tief rotbraun angeflogen, besonders auf der einen Seite (wohl der Lichtseite). Die Luftwurzeln sind mehr oder weniger intensiv braunrot.

a) Kürzlich ausgewachsene Internodien erscheinen im Querschnitt nur an der Peripherie grün, im Innern farblos. Die Epidermis enthält relativ große Leukoplasten, die folgende, kleinzellige Schicht ebensolche, aber mit je einem bis mehreren kleinen, dunkel bräunlichorangen Granis. In den weiteren Rindenschichten nimmt die Größe der Zellen und der Plastiden zu; in der dritten Schicht sind diese noch kaum größer als die Leukoplasten und nur ganz schwach grünlich, in den inneren Rindenschichten sind sie bedeutend größer und tief grün; alle enthalten ebensolche Grana wie in der subepidermalen Schicht.

Es fällt auf, daß in der nächsten Umgebung der Stomata die Grana zahlreicher und größer sind als sonst, so daß die Plastiden derjenigen Zellen, welche an Atemhöhlen grenzen, vorwiegend Chromoplasten-Charakter haben. Die größeren Grana sind unregelmäßig-eckig.

Wir haben hier in dem nämlichen Organ Übergänge zwischen allen drei Arten von Plastiden; ja die Plastiden der drittäußeren Zellschicht, welche an Größe den Leukoplasten gleichen, dabei aber ein blaßgrünes Stroma haben und bräunlichorange Grana enthalten, vereinigen die Charaktere aller drei Arten von Plastiden in sich.

b) In den älteren Internodien nimmt die Zahl und Größe der Grana in den äußeren und mittleren Rindenschichten zu, zugleich aber auch der Chlorophyllgehalt der Plastiden der mittleren und inneren Schichten, so daß die Farbe des Organs äußerlich rei-

ner grün wird. Ich sah hier zuweilen nur ein relativ sehr großes, unregelmäßig gestaltetes Granum pro Plastide, wohl durch dichte Zusammendrängung oder Verschmelzung mehrerer entstanden. Die Farbe der Grana wird nach den inneren Rindenschichten hin blasser, bis blaßgelb.

c) Die braunrote Farbe der Lichtseite des unteren Stengelteils beruht hauptsächlich darauf, daß die Plastiden des peripherischen Gewebes (mit Ausnahme der unverändert gebliebenen Leukoplasten der Epidermis) sich zu typischen Chromoplasten umgebildet haben. In den zwei subepidermalen Schichten sind sie bedeutend größer als sie in jüngeren Internodien waren (und als die Leukoplasten der Epidermis auch jetzt noch sind), und sind so dicht mit Granis angefüllt, daß sie keine Details der Struktur erkennen lassen; sie sind in der subepidermalen Schicht fast blutrot, in den folgenden dunkel bräunlichorange. Die übrigen Rindenschichten führen jetzt ebenfalls Chromoplasten, aber von mehr oder weniger hell gelber Farbe, — ob mit farblosem oder noch grünem Stroma, war nicht sicher erkennbar; jedenfalls hat hier neben der Zunahme der Grana auch eine erhebliche Abnahme des Chlorophyllgehalts stattgefunden. Makroskopisch erscheint der Querschnitt auf der Lichtseite gelblich mit schmalem, dunkelrotem Streif an der Oberfläche. — Die grüne Schattenseite führt Chloroplasten, auch in der subepidermalen Schicht (hier sind also die früheren Leukoplasten ebenfalls metamorphosiert!), aber in dieser sind einzelne Zellen mit orangeroten Chromoplasten eingestreut, ohne Beziehung zu Spaltöffnungen. Im übrigen Rindengewebe sind die Grana farblos geworden. — Die Entwicklung der Plastiden ist also auf der Licht- und Schattenseite in entgegengesetzten Richtungen vor sich gegangen.

d) Luftwurzel. Im Querschnitt bräunlichorange. Chromoplasten in allen Rindenzellen, in den inneren Schichten zerstreut, klein und heller, in den äußeren und besonders in der an die Exodermis grenzenden Schicht zahlreicher, bedeutend größer und dunkel gefärbt. Grana zahlreich, dicht gelagert, Stroma anscheinend blaßgrün.

61) *Vanda teres* (Buitenzorg, Lianenquartier).

a) Jüngeres erwachsenes Blatt, äußerlich hellgrün. Enthält blasse Chloroplasten mit Stärkekörnchen. Nur die Spitzenregion, besonders an der morphologischen Oberseite, ist gelblich; hier ent-

halten die Chloroplasten blaßgelbe Grana, deren Farbe nur wenig von der des Stromas absticht.

b) Die älteren, aber noch nicht dem Absterben nahen Blätter sind dicht mit kleinen purpurnen Fleckchen übersät; das sind Zellgruppen des peripherischen Gewebes mit rotem Zellsaft. Im übrigen erscheint der Querschnitt in seiner ganzen Ausdehnung gelblich. Überall finden sich Plastiden mit je mehreren großen, hellgelben Tropfen, welche sie fast ganz ausfüllen, so daß es unklar bleibt, ob das Stroma seine blaßgrüne Farbe noch behalten hat.

c) Die Luftwurzeln erscheinen im feuchten Zustande blutrot, weil das peripherische, manchmal sogar das ganze Rindengewebe roten Zellsaft führt. Daneben finden sich in allen Zellen Chromoplasten, welche auffallenderweise auf der angehefteten, also nicht belichteten Seite der Wurzel stärker gefärbt sind als auf der Lichtseite. Im peripherischen Gewebe sind sie, besonders auf der angehefteten Seite, dunkel orange mit ganz farblosem Stroma, im inneren Gewebe mehr gelb, mit vielleicht schwach grünlichem Stroma. Die Grana sind in intakten Zellen klein, rund, oft auf der einen Seite des Chromoplasten dicht gehäuft; in abgestorbenen verletzten Zellen fließen sie zu größeren unregelmäßigen Tropfen zusammen.

Eine Beziehung der Chromoplasten-Anordnung zu den Durchlaßzellen der Exodermis, welche in den Luftwurzeln mancher anderen Orchideen zweifellos ist, wurde hier vergeblich gesucht; die Durchlaßzellen selbst enthalten keine Chromoplasten.

Dagegen fand sich eine unverkennbare Beziehung zu dem Mykorrhiza-Pilz, welche wir bei den folgenden Objekten noch näher kennen lernen werden. Die wenigen zerstreuten Stellen nämlich, wo die mittleren Rindenschichten den Pilz enthielten, waren durch zahlreichere, dunkel orange, kleine Chromoplasten ausgezeichnet, welche in den pilzhaltigen Zellen zwischen den Hyphen lagen.

62) **Rhynchostylis retusa* (Buitenzorg, Garten, mehrfach quasi spontan; Peradeniya, Garten, kultiviert).

Die dicken Luftwurzeln sind, wie gewöhnlich bei den epiphytischen Orchideen unter natürlichen Verhältnissen, in ihrer ganzen Länge oder mit Ausnahme einzelner Partien dicht der Baumrinde angeschmiegt; in solchem Falle sind sie stark abgeplattet, plankonvex. Sie sind unter dem Velamen rein grün (nur in den jungen Teilen oft von gefärbtem Zellsaft rötlich) und führen kleine Chloroplasten; aber ein Mittelstreif der Unterseite (so will ich kurz

die angeheftete Seite nennen), oft fast deren ganze Breite einnehmend, ist intensiv gelb gefärbt. Im Querschnitt sieht man hier einen ziemlich scharf begrenzten, unregelmäßig und an verschiedenen Stellen der Wurzel ungleich geformten, gelben Fleck, welcher die ganze Dicke der Rinde einnimmt. Hier enthält das Gewebe gelbe, in einzelnen Zellen orange Chromoplasten, welche kleiner als die Chloroplasten sind und die Gestalt dünner, rundlicher oder etwas unregelmäßiger Scheibchen haben; nur in besonders günstigen Fällen sind winzige, gelbe Grana in farblosem Stroma zu erkennen, welche bald gleichmäßig zerstreut, bald an der Peripherie zu einem dichten, gelben Randstreif zusammengedrängt sind; meist erscheint das ganze Stroma resp. sein gelber Rand homogen, d. h. wahrscheinlich liegen die Dimensionen der Grana unterhalb der Grenze des Auflösungsvermögens des Objektivs.

Merkwürdigerweise hat nun in demselben gelben Streif der Wurzelunterseite der Mykorrhiza-Pilz seinen Sitz[1]). Die Chromoplasten finden sich sowohl in den pilzführenden Zellen, zwischen den Hyphen, als auch in einigen benachbarten, nicht verpilzten Zellschichten; in diesen führen sie oft kleine Stärkekörnchen, ganz so wie die Chloroplasten in den grünen Partieen der Wurzel, während sie in den pilzführenden Zellen stärkefrei sind. — Ich habe sowohl in Buitenzorg wie in Peradeniya zahlreiche Wurzeln von mehreren Exemplaren dieser Spezies untersucht und stets die Chromoplasten mit dem Mykorrhiza-Pilz vergesellschaftet gefunden. Mehrere Male traf ich in älteren Wurzeln auch auf der Oberseite inmitten des grünen Gewebes, kleinere (kaum über 1 mm breite), isolierte gelbe Nester in der Rinde, und ebensolche auch in Strekken, wo die Wurzel das Substrat nicht berührte und dementsprechend zylindrisch und ringsum grün war; auch in diesen Fällen

[1]) Über die Herkunft des Mykorrhiza-Pilzes in den Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen scheinen bisher keine Untersuchungen vorzuliegen. Aus der bei dieser und den folgenden Arten beobachteten Tatsache, daß der Pilz normal und in größerer Ausdehnung nur in den dem Substrat angehefteten Wurzeln vorkommt, und zwar nur in der angehefteten Seite derselben, scheint hervorzugehen, daß er nicht von einer primären Pilzinfektion des Samens oder der Keimpflanze herstammen kann, sondern lokal aus dem Substrat durch die anheftenden Haare eindringen muß, ohne imstande zu sein, sich in der Wirtspflanze weiter auszubreiten. Das Vorkommen isolierter Pilznester an der nicht angehefteten Seite oder an nicht angehefteten Partieen der Wurzeln ist vielleicht auf eine lokale Infektion, etwa durch Insektenstiche, zurückzuführen.

beherbergte der gelbe Fleck in seiner inneren Partie ausnahmslos den Mykorrhiza-Pilz. Es kann hiernach kein Zweifel bestehen, daß der Mykorrhiza-Pilz durch seine Einwirkung auf das Gewebe die Umwandlung der vorhandenen Plastiden zu Chromoplasten veranlaßt.

Dieser Einfluß des Mykorrhiza-Pilzes erstreckt sich nicht nur auf die von ihm befallenen Zellen, sondern auch auf benachbarte pilzfreie Zellen; denn im Querschnitt findet man, wie gesagt, um den Pilzherd herum mehrere pilzfreie Zellschichten mit Chromoplasten. An Stellen, wo die Wurzel das Substrat nicht berührt, wo also nur isolierte, in der Längsrichtung begrenzte Pilzherde vorkommen, sah ich an Längsschnitten auch nach rückwärts von dem pilzführenden Gewebekomplex nur noch wenige Zellschichten mit blasseren Chromoplasten. Nach vorn hingegen (nach der Wurzelspitze hin) scheinen sich blassere, aber unverkennbare Chromoplasten viel weiter, bis über 1 cm, über die Mykorrhiza-Region hinaus erstrecken zu können. In einer angehefteten, nicht mehr wachsenden Wurzel reichte die intensive Gelbfärbung auf der Unterseite bis ganz nahe an die Spitze heran, während ich den Mykorrhiza-Pilz erst einige *cm* hinter der Spitze auffinden konnte.

Im jungen Teil wachsender, angehefteter Wurzeln, einige *cm* hinter dem Vegetationspunkt, wo noch kein Velamen ausgebildet und von Mykorrhiza nichts zu sehen ist, enthält das Gewebe der Unterseite unverkennbar sehr kleine, blaßgelbe Chromoplasten, oft in Teilung begriffen, stärkefrei, sehr unbeständig, so daß in verletzten Zellen nur ein gelblicher Detritus zu sehen ist. Makroskopisch läßt sich eine blaß gelbliche Färbung bis in die Nähe des Vegetationspunktes erkennen, wo ich keine Plastiden mehr zu unterscheiden vermochte. Es hat den Anschein, daß die Chromoplastenbildung in der wachsenden Wurzelregion einer weitreichenden Fernewirkung des Mykorrhiza-Pilzes zuzuschreiben sei; das ist zwar nicht unmöglich, erscheint mir aber nicht recht plausibel, und ich möchte vermuten, daß vielleicht der Pilz auch hier vorhanden ist, aber nicht in leicht sichtbaren Knäueln, sondern in Form einzelner zarter Hyphen, die sich ohne besondere Präparation der Beobachtung entziehen.

63) *Aërides odoratum* (Buitenzorg, Orchideenquartier, a 7).

Die dicken Luftwurzeln, welche hier an der angehefteten Unterseite nur schwach abgeplattet sind, enthalten intensiv gelbe

Flecke an allen Stellen, wo sich der Mykorrhiza-Pilz befindet. Im Gegensatz zu Nr. 62 sind aber hier diese Flecke auch an der Unterseite der Wurzel diskontinuierlich, in der Längsrichtung durch pilzfreie und zugleich chromoplastenfreie Strecken unterbrochen. Im übrigen ist das Verhalten ebenso wie bei Nr. 62, nur sind die Chromoplasten deutlicher granulös, in den pilzhaltigen Zellen sehr dicht, während in den stärkebildenden Chromoplasten der pilzfreien Zellen die Grana und das farblose Stroma oft ganz deutlich unterscheidbar sind.

In der kleinzelligen, äußersten Rindenparenchymschicht erstrekken sich die hier kleinen und stärkefreien Chromoplasten beträchtlich weiter von den Pilzherden aus als anderwärts, so daß manchmal diese Schicht zwei im übrigen getrennte gelbe Flecke verbindet. Ebensolche Chromoplasten finden sich ferner regelmäßig in den Durchlaßzellen der Exodermis, und zwar hier (zuweilen nebst den direkt angrenzenden Zellen der äußersten Rindenparenchymschicht) auch an der Oberseite der Wurzel, welche im allgemeinen keine Mykorrhiza-Herde enthält. Möglicherweise hängt dieses Vorkommen von Chromoplasten in der äußeren Rindenschicht der Unterseite und in den Durchlaßzellen mit Pilzhyphen zusammen, die in der inneren Velamenschicht verbreitet zu sein scheinen und vielleicht zum Mykorrhiza-Pilz gehören. Doch könnte es sich auch um eine vom Pilz unabhängige Erscheinung handeln, da ich Chromoplasten in den Exodermiszellen der Wurzeln auch bei solchen Pflanzen beobachtete, die überhaupt keine Mykorrhiza haben.

64) **Arachnanthe moschifera* (Buitenzorg, Lianenquartier).

Die dicke Luftwurzel ist unter dem Velamen rot. Das ist durch roten Zellsaft in mehreren peripherischen Rindenschichten bedingt. Im übrigen fällt zunächst nur die gelbgrüne Farbe der Chloroplasten auf. Erst bei Ölimmersion und sehr günstiger Beleuchtung bemerkt man, daß dieselben hellgelbe Grana enthalten, welche wenig von dem grünen Stroma abstechen; am zahlreichsten sind die Grana in der äußersten, an die Exodermis grenzenden Zellschicht. In einzelnen Zellen dieser Schicht finden sich kleinere, rein gelbe Chromoplasten; das sind vermutlich Zellen, welche an die Durchlaßzellen der Exodermis grenzen. Auch in den letzteren sah ich manchmal mit Sicherheit winzige gelbe Chromoplasten [1]).

[1]) Die Untersuchung wird hier, wie überhaupt in manchen Fällen, wo es

Mykorrhiza-Pilz war, da eine nicht angeheftete Wurzel untersucht wurde, im allgemeinen nicht vorhanden. Doch traf sich eine kleine Stelle, welche durch größere Dichte auffiel und in dünnem Querschnitt gelblich erschien. Sie reichte von der Exodermis bis zur Mitte der Rinde und enthielt kleine, rein gelbe Chromoplasten mit farblosem Stroma, und zugleich wieder den Mykorrhiza-Pilz. Die Chromoplasten befanden sich sowohl in den pilzführenden Zellen, als auch in den pilzfreien Zellen dazwischen und an der Peripherie des Fleckes.

65) **Galeola Hydra* (großer, chlorophyllfreier Saprophyt, hochkletternd nach Art von *Vanilla*, mit der die Gattung nächstverwandt ist. Im Bergwalde bei Taloen in West-Java gefunden und lebend nach Buitenzorg gebracht). Der untersuchte, auf dem Boden liegende Sproß erscheint äußerlich auf der Oberseite schmutzigbräunlich, auf der Unterseite bleich. Er enthält mikroskopisch durchaus kein Chlorophyll, sondern nur blaßgelbe Chromoplasten in Epidermis und Rinde, die auf der Unterseite spärlich und sehr blaß, auf der Oberseite zahlreich und stärker gefärbt sind. In der Epidermis sind sie rundlich, in intakten Rindenzellen spindelförmig, in verletzten zu Hohlkugeln verquollen. Sie erscheinen zunächst homogen; doch zeigt sich unter günstigen Bedingungen, daß die spindelförmigen Chromoplasten je einige sehr feine, nadelförmige Farbstoffkristalle in durchaus farblosem Stroma enthalten; auch in den rundlichen Chromoplasten der Epidermis ließ sich ein farbloses Stroma mit gelben Einschlüssen unterscheiden, ich konnte aber über ihre Form keine Klarheit gewinnen.

Die wachsenden Teile (an meinem Material nur durch Infloreszenzknospen tragende Zweige vertreten) sind mit gelben Haaren bedeckt. Die Haarzellen führen rundliche Chromoplasten, in denen der gelbe Farbstoff deutlich nicht in Nadeln, sondern in winzigen, namentlich an der Peripherie zusammengehäuften Körnchen enthalten ist.

66) *Didymoplexis cornuta* und *minor* (kleine Saprophyten, in und bei Buitenzorg wild wachsend). Der Stengel ist unten farblos,

sich um kleine und nicht sehr auffallend gefärbte Gebilde handelt, dadurch sehr erschwert, daß die Chromoplasten in verletzten Zellen zerfallen, während andererseits bei der für intakte Zellen erforderlichen Dicke der Schnitte meist nichts deutlich zu sehen ist. Daher die oft unbestimmt gehaltenen Angaben.

oberwärts in variabler Ausdehnung hell bräunlichrot[1]). Er enthält in allen parenchymatischen Geweben, von der Epidermis bis zum Mark, kleine, rundliche, rote Chromoplasten mit farblosem Stroma und kleinen, braunroten, vorwiegend peripherisch gelagerten Granis. Die Chromoplasten sind im unteren Stengelteil so spärlich, daß ihre Farbe makroskopisch sich nicht verrät; oberwärts nehmen sie an Zahl stetig zu, ebenso vom Mark nach der Peripherie der Rinde hin.

67) **Gastrodia javanica* (stattlicher Saprophyt, Vorkommen wie bei vorigen). Der Stengel ist ganz hell schmutzigbräunlich oder bräunlichgrau. Er enthält kleine, rundliche bis unregelmäßig geformte Chromoplasten, anscheinend dünne Scheibchen, in den peripherischen Geweben hellgelb, in den inneren orangebraun gefärbt. Ich konnte keine granulöse Struktur erkennen[2]).

[1]) Bei verblühenden und fruchtenden Pflanzen wird der Stengel oberwärts schwärzlichgrau bis fast schwarz. Schnitte durch die stark geschwärzte Partie erscheinen bei schwacher Vergrößerung in der peripherischen Region schwärzlich, im Innern grün oder gelbgrün. Beide Färbungen rühren vom Zellsaft her, welcher offenbar zwei verschiedene Farbstoffe in lokal ungleichen Verhältnissen gelöst enthält, einen blauen und einen gelben. Im peripherischen Gewebe überwiegt der blaue Farbstoff, und das ergibt in Verbindung mit den hier zahlreichen rotbraunen Chromoplasten den schwarzen Ton; im inneren Gewebe hingegen überwiegt der gelbe Farbstoff. Aus verletzten oder sonstwie getöteten Zellen diffundiert der blaue Farbstoff hinaus, während der gelbe im Kern und Plasma festgehalten wird und dieselben gelb färbt. Kocht man daher ein schwarzes Stengelstück auf, so wird dasselbe rotbraun (Farbe der Chromoplasten); ein medianer Längsschnitt wird beim Erwärmen an der Peripherie rötlich, im Innern gelb.

Bei *D. minor* untersuchte ich auch das Wurzelsystem. Die Wurzelspitzen sind hellgelb, die Knöllchen, welche die Mykorrhiza beherbergen, dunkelgelb. In beiden Fällen befindet sich der gelbe Farbstoff im Zellsaft bestimmter Gewebepartieen; da er beim Abtöten Plasma und Kerne färbt, so dürfte es derselbe gelbe Farbstoff sein wie im Stengel.

[2]) Bei dieser Gelegenheit seien auch diejenigen in Buitenzorg untersuchten Saprophyten erwähnt, deren Farbe ich nicht von Chromoplasten herrührend fand.

Bei *Lecanorchis javanica* verdankt der Stengel seine tief rötlichschwarze Farbe, die auch in Alkohol erhalten bleibt, einer sehr dunklen Pigmentierung der Epidermis-Außenwand (ob nicht auch Chromoplasten vorhanden sind, weiß ich nicht, da ich nur Alkoholmaterial untersuchen konnte). — Die rote Farbe des Stengels bei einer unbestimmten blattlosen Erdorchidee (in Tjibodas) und des oberflächlich kriechenden Rhizoms der humusbewohnenden grünblättrigen *Zeuxisia spec.* (Tjiampea bei Buitenzorg) rührt nur von rotem Zellsaft her.

Ebenfalls nur durch Zellsaft bedingt sind die roten und violetten Farben der Stengel der bei Buitenzorg vorkommenden Saprophyten *Sciaphila nana* und *Sc. nova species (Triuridaceae)* und *Epirrhizanthes elongata (Polygalaceae)*.

XVIII. Moraceae.

68) *Ficus diversifolia.* (Im Walde von Tjibodas als epiphytischer Strauch mit hängenden Zweigen. Der Speziesname ist von Dr. Valeton, einem speziellen Kenner der Gattung, angegeben. Die Art zeichnet sich durch merkwürdig dimorphe Blätter aus, welche vorwiegend ganz stumpf, spatelförmig, zum Teil aber an denselben Zweigen lanzettlich und spitz sind). Eines der merkwürdigsten unter meinen Untersuchungsobjekten.

A) Bei dem ersten aufgefundenen Exemplar, mit ausschließlich spatelförmigen Blättern, war bei sämtlichen Blättern die Unterseite mit Ausnahme der Nerven in ihrer ganzen Ausdehnung gelb bis bis fast orange gefärbt; die Oberseite rein und intensiv grün, mit Ausnahme eines schmalen, gelben Randstreifs und weniger (zirka 10—12), unregelmäßig über die Fläche zersteuter Punkte, welche noch intensiver als die Unterseite, etwa rotorange, gefärbt waren. Unter der Lupe erwies sich am Durchschnitt das Gewebe der Unterseite, etwa $^2/_3$ der Blattdicke einnehmend, in ganzer Masse gelb, scharf abgesetzt gegen den tiefgrünen Streif auf der Oberseite; in den erwähnten roten Punkten geht die Färbung von dem gelben unterseitigen Gewebe ununterbrochen bis zur Oberseite durch.

a) Mesophyll. Das ganze, sehr lockere, vielschichtige Schwammparenchym, durch eine dichtere Zellschicht von der Epidermis getrennt, führt kleine, orange Chromoplasten, stärkehaltig, sehr fein und dicht granulös, ohne Anzeichen von Chlorophyllgehalt. In der subepidermalen Schicht befinden sich ebenfalls Chromoplasten, welche aber einen schwach grünlichen Ton haben Die untere Epidermis enthält meist Leukoplasten von vielleicht ganz schwach grünlicher Färbung, stellenweise aber ebenfalls typische Chromoplasten; solche finden sich in allen die Stomata umgebenden Epidermiszellen (die Schließzellen selbst führen hellgrüne Chloroplasten), anscheinend aber auch noch an anderen, nicht definierbaren Stellen.

Über dem Schwammparenchym liegen zwei Schichten Übergangszellen, dann zwei bis drei Schichten ziemlich kurzzelligen Palissadenparenchyms, durch eine Schicht großzelligen, farblosen Wassergewebes von der Epidermis getrennt. Die Übergangszellen enthalten Intermediärplastiden mit orangen Granis und grünlichem bis grünem Stroma, die Palissadenzellen reine, tiefgrüne Chloroplasten.

b) Die Stränge sind umgeben von einer oder zwei Schichten dichten Parenchyms mit Chromoplasten. Auch die engen lebenden Elemente der Leitstränge selbst enthalten winzige Chromoplasten. Bei den größeren, äußerlich auf der Unterseite als Nerven erkennbaren Strängen liegt zwischen ihrer chromoplastenhaltigen Scheide und der unterseitigen Epidermis kein Schwammparenchym mehr, sondern man findet hier etwa zwei Schichten dichten, farblosen Gewebes, von denen die äußere je einen großen Oxalatkristall pro Zelle enthält; daher scheint die Farbe der Chromoplasten hier nicht durch und die Nerven sehen makroskopisch farblos aus.

c) Der Blattrand besteht aus dichtem, etwas dickwandigem Gewebe, welches stärkefreie Chromoplasten enthält.

d) Die roten Punkte der Oberseite sind flache Vertiefungen mit kleinzelliger Epidermis und vielen kleinen Spaltöffnungen (welche sonst auf der Oberseite fehlen). Es sind das also die bei *Ficus elastica* wohlbekannten Hydathoden-Grübchen, nur daß sie nicht, wie dort, nahe dem Blattrande liegen, sondern regellos über die Blattfläche zerstreut sind. Unter der Epidermis folgt direkt ein kleinzelliges, etwas lockeres Epithem, welches bis zum Schwammparenchym durchgeht und seitlich von einer zirka zweischichtigen Scheide aus größeren, lückenlos zusammenschließenden Zellen umgeben ist. Epithem und Scheide sind reich an Chromoplasten, die im Epithem stärkefrei, in der Scheide stärkehaltig sind; auch die Epidermiszellen über dem Epithem führen relativ große, stärkefreie Chromoplasten.

B) Bei einem später gefundenen zweiten Exemplar, welches im Basalteil der längeren, sterilen Zweige lanzettliche Blätter besaß, verhielten sich die Blätter in Bezug auf die Färbung individuell verschieden. Einige sind unterseits ebenso gelb wie bei Exemplar *A*; andere, insbesondere die basalen und alle anderen lanzettlichen, sind auf der Unterseite nur mehr oder weniger gelbgrün, und unter der Lupe zeigt sich, daß die Unterseite fleckig ist, sie enthält auf grünem Grunde zahlreiche unregelmäßig geformte, oft netzförmig verbundene gelbe Flecke.

a) Bei einem derartigen Blatt erwies sich am Querschnitt, daß das Schwammparenchym im allgemeinen grün ist und nur stellenweise in den peripherischen Schichten Nester von Zellen mit orangen Chromoplasten enthält. Flächenschnitte zeigen, daß diese Nester sich unter Spaltöffnungen befinden. Die Schließzellen selbst

enthalten wie gewöhnlich Chloroplasten, die anliegenden Epidermiszellen Leukoplasten (im Gegensatz zu *A!*); das Mesophyll rings um die Atemhöhle herum in mehreren Schichten, aber nach innen nicht bis zur Mitte der Blattdicke reichend, führt Chromoplasten. Da die Stomata meist gruppenweise genähert sind, so konfluieren die einzelnen chromoplastenführenden Zellnester zu größeren, unregelmäßig konturierten Flecken; liegt ein Stoma mehr isoliert, so hat es auch stets einen kleinen gelben Gewebebezirk unter sich. Die gegenseitige Beziehung der Stomata und Chromoplasten erwies sich als ausnahmslos. Die Chromoplasten sind von gleicher Größe wie die Chloroplasten des grünen Schwammparenchyms, dicht mit ziemlich groben, orangen Granis gefüllt, ohne Anzeichen von Chlorophyllgehalt im Stroma. An der Grenze der eigentlichen Chromoplastenflecke vermitteln mindestens zwei Zellschichten mit Intermediärplastiden den Übergang zu reinen Chloroplasten; zunächst sind es Plastiden mit noch orangen, aber weniger dicht gelagerten Granis und merklich grünem Stroma, dann solche mit ebenso stark grünem Stroma wie die Chloroplasten und wenigen gelben Granis. — Der Blattrand war bei diesem Blatt nicht gelb, sein Gewebe enthielt kleine Chloroplasten. Die roten Punkte an der Oberseite waren genau so beschaffen wie bei *A*, nur waren sie von den gelben Flecken der Unterseite durch grünes Gewebe getrennt.

Von einem anderen, noch nicht völlig ausgewachsenen Zweig desselben Exemplars wurden ferner drei Blätter verschiedenen Alters untersucht.

b) Ein ganz erwachsenes Blatt, unterseits stärker gelb als *a)*, unterscheidet sich von diesem nur darin, daß das Schwammparenchym stellenweise in ganzer Dicke Intermediärplastiden statt der Chloroplasten führt, daß die unterseitige Epidermis an einzelnen, nicht näher definierbaren Stellen Chromoplasten enthält, und daß der Blattrand gelb ist wie bei *A*).

c) Ein jüngeres, aber schon lederig gewordenes Blatt. Das ganze Schwammparenchym enthält Intermediärplastiden mit orangen Granis; das Gewebe in der Nähe der Stomata differiert nur dadurch, daß die Grana größer und zahlreicher sind. Die Punkte an der Oberseite sind nicht rot, sondern nur gelb.

d) Ein noch jüngeres Blatt, schon von der endgiltigen Größe und mit ganz ausgebildeten Spaltöffnungen, aber noch weich, ist unterseits gar nicht gelb gefärbt, nur mit leicht rötlichem Anflug.

Das Schwammparenchym enthält überall nur reine Chloroplasten, daneben stellenweise hellroten Zellsaft. Die Punkte der Oberseite sind weiß mit ganz schwach gelblichem Ton; Epithem und anscheinend auch Epidermis enthalten winzige, blaßgelbe Chromoplasten; die Spaltöffnungen sind hier erst zum Teil geöffnet.

Die Chromoplasten und Intermediärplastiden des Schwammparenchyms entwickeln sich demnach offenbar aus Chloroplasten, und zwar erst spät, nach der Öffnung der Stomata. Die Chromoplasten der Hydathoden dürften wohl aus Leukoplasten entstehen; die Umbildung beginnt früher, doch wird die definitive Färbung auch hier erst spät erreicht.

Ich habe später *Ficus diversifolia* in Menge als aufrechten, erdbewohnenden Strauch um den Kratersee Telaga Bodas und um die Fumarolen Kawa Manuk bei Garut in West-Java angetroffen, wo sie einen Bestandteil der eigenartigen „Kraterflora" bildet. Die Gelbfärbung der Blätter war hier bedeutend schwächer, oft wohl gar nicht vorhanden. Leider konnte ich hier das Objekt nicht mikroskopisch untersuchen.

XIX. Loranthaceae.

69) *Viscum angulatum* (im Garten von Tjibodas, spontan, mehrere Exemplare auf demselben Baum). Stamm blattlos mit assimilierenden Zweigen; die unteren Internodien ziemlich dick, zylindrisch, die oberen abgeflacht, dünn, gegliedert. Verschiedene Exemplare verhalten sich in Bezug auf die Färbung ungleich.

A) Die unteren Internodien grün, die folgenden allmählich gelblich, die oberen abgeflachten in längerer Ausdehnung intensiv gelb. Nur diese letzteren wurden untersucht.

Die Epidermiszellen, deren dicke Außenwand gelb gefärbt ist, enthalten zahlreiche kleine, dunkel orange Chromoplasten. Solche auch in den Rindenzellen, hier größer, heller gefärbt, bis hellgelb oder gelbgrün, mit vielen kleinen Stärkekörnern. Das Mark scheint ebenfalls Chromoplasten zu führen, doch sind dieselben hier wegen des großen Stärkegehalts nicht deutlich.

B) Pflanze fast ganz grün, nur stellenweise die äußersten Glieder gelblich. Untersucht wurde ein äußerlich rein grünes oberstes Glied. Trägt man einen dünnen Flächenschnitt ab, so erscheint dieser gelb, das bloßgelegte innere Gewebe tiefer grün.

Nur die Epidermis enthält Chromoplasten von rein gelber Farbe. mit viel feinkörniger Stärke. Die Nebenzellen der Spaltöffnungen fallen durch zahlreichere und größere, stärkefreie Chromoplasten von oranger Farbe auf. Die Schließzellen, deren Inhalt durch ihre eingesenkte Lage und großen Ölgehalt undeutlich ist, scheinen keine Chromoplasten zu enthalten.

In einem der dicken unteren Glieder desselben Sprosses fand ich in den Nebenzellen und einzelnen anderen, anscheinend regellos zerstreuten Epidermiszellen ebenfalls gelborange Chromoplasten, während die meisten Epidermiszellen Plastiden von blasser, unbestimmt grünlichgelber Farbe enthielten.

Dieses Objekt ist dadurch bemerkenswert, daß die Chromoplasten ausschließlich auf die Epidermis beschränkt sind, während sie sonst hier entweder zu fehlen, oder doch kleiner, spärlicher und meist auch schwächer gefärbt zu sein pflegen als in den äußeren Rindenschichten. Bemerkenswert ist ferner die Bevorzugung der Spaltöffnungs-Nebenzellen, sowie der Umstand, daß sich Chromoplasten in einem Organ finden, dessen Gesamtfärbung nicht im geringsten ihre Anwesenheit verrät, weil ihre Menge gegenüber den Chloroplasten der Rinde allzusehr zurücktritt.

C) Bei einem dritten Exemplar waren die untersten Internodien rein grün, die obersten rein gelb, die übrigen mehr oder weniger gelblichgrün; aber die Basis und Spitze der Internodien, zusammen einen schmalen Querring an der eingeschnürten Grenze je zweier Glieder bildend, war hochorange. In dieser Region, welche auch abweichend gebaut ist (die Stränge nahe der Achse zusammengedrängt), finden sich im gesamten parenchymatischen Gewebe, bis in das kleine Mark hinein, zahlreiche kleine, hochorange Chromoplasten, meist mit kleinen Stärkekörnern; nur die Leitzellen der Stränge führen Chloroplasten. Im übrigen Teil der mittleren Internodien finden sich derartige Chromoplasten nur in der Epidermis, während alles übrige Gewebe gelbe bis gelbgrüne Plastiden führt [1]).

[1]) Bei mehreren anderen *Viscum-* und *Loranthus-*Arten habe ich vergeblich nach Chromoplasten gesucht, auch wenn die Farbe deren Anwesenheit vermuten ließ. So hat *Loranthus longiflorus* in Ceylon an gut belichteten Stellen grünlichgelbe Blätter mit braungelbem Hauptnerv und Blattstiel; diese Färbung ist aber verursacht durch eine die Zellen ausfüllende, homogene, blaßgelbe bis braune Substanz (Zellsaft?) in der Epidermis und einzelnen subepidermalen Zellen. Die Chlo-

XX. Olacaceae.

70) **Olax zeylanica*, ein in der tropischen Region von Südwest-Ceylon verbreiteter Strauch, fällt schon von weitem durch seine bräunlichgelbe Färbung auf. An gut belichteten Stellen sind die Blätter grünlichgelb mit orangem Stiel und unterseits orangebräunlicher Mittelrippe, die jüngeren Zweige hellbraun, die älteren (zweijährigen) Zweige dunkler bräunlich; an beschatteten Stellen sind die Blätter grün mit bräunlich orangem Blattstiel und unterseits hellbrauner Mittelrippe, die Zweige wie oben. — Von dem Material, welches ich nach Peradeniya mitgebracht hatte, war nur das erwachsene Schattenmaterial noch zur Untersuchung brauchbar. Doch fand sich im Garten ein schwaches, unbeschattetes Exemplar, welches ich zur ergänzenden Untersuchung benutzte; bei diesem waren die Blätter weniger gelb als sonst (nur gelblichgrün), dagegen die Blattstiele noch leuchtender orange als gewöhnlich, die Mittelrippe beiderseits orange, auch die Seitennerven ersten Grades orange durchscheinend.

a) Zweige. Im Querschnitt erscheint die Rinde bräunlich, das kleine Mark rötlich. Mehrere peripherische Rindenschichten (mit Ausschluß der farblosen Epidermis) führen zahlreiche relativ große Intermediärplastiden mit zerstreuten orangen Granis und ziemlich stark grünem Stroma; bei schwacher Vergrößerung sehen sie trübgrün aus. In der inneren Rinde, den Markstrahlen, den lebenden Elementen des Holzkörpers und im Mark finden sich in geringerer Menge kleine orange Chromoplasten mit locker und vornehmlich peripherisch gelagerten kleinen, intensiv orangen Granis und bei geöffnetem Abbe deutlich blaßgrünlichem Stroma.

b) Blattstiel und Mittelrippe unterscheiden sich von den Zweigen dadurch, daß die Plastiden auch in der Rinde orange sind. Am Schattenmaterial ist das Stroma der Rinden-Plastiden deutlich blaßgrün (wie im inneren Gewebe des Zweiges), an Lichtmaterial hingegen kaum merklich grünlich. Bei letzterem sind überdies die Grana zahlreicher, in der ganzen Masse der Chromoplasten zerstreut; hier enthält auch die Epidermis ebensolche, sehr kleine

roplasten sind zwar von einem gelblichem Grün, aber homogen gefärbt, ohne gelbe Grana.

Chromoplasten dürften sich vielleicht bei *Viscum robustum* (Namaqualand) finden, welches schwefelgelbe Zweige haben soll (Engler u. Prantl's Natürliche Pflanzenfamilien, Bd. III Abt. 1, S. 195).

Chromoplasten, während die Epidermis des Schattenmaterials Leukoplasten führt.

c) Die Lamina der Schattenblätter enthält nur reine Chloroplasten. In derjenigen der untersuchten Lichtblätter unterscheiden sich die Chloroplasten der obersten Chlorenchymschicht und die sehr kleinen der Epidermis durch einen bräunlichen Ton von den rein grünen des übrigen Gewebes; sie dürften wohl winzige Grana enthalten, doch konnte ich mich davon nicht direkt überzeugen; nur in den an die Mittelrippe grenzenden Chlorenchymschichten konnte ich in den hier ebenfalls bräunlichen Chloroplasten kleinste, bei bester Beleuchtung eben sichtbare gelbe Grana erkennen. Die im Chlorenchym eingebetteten Seitennerven zweiten und wohl auch dritten Grades enthalten Chromoplasten im Strangparenchym und in den sie begleitenden wenigen Sklerenchymfasern.

d) Die jungen, noch weichen Blätter nebst den Blattstielen und die jungen Zweige sind an Schatten- wie Lichtpflanzen ungefähr gleichmäßig hellbraun. Alle diese Organe enthalten Intermediärplastiden. Der junge Zweig weist schon dieselbe Differenzierung in die mehr grünen Plastiden des äußeren und die mehr roten des inneren Gewebes auf, wie der erwachsene, nur ist der Unterschied zwischen beiden geringer. Im Blattstiel ist das Stroma der Plastiden schon ebenso blaßgrünlich, wie im erwachsenen Zustand, doch sind die Grana viel spärlicher, nur an der Peripherie zerstreut. In der Lamina finden sich Intermediärplastiden in allen Zellschichten; ihr Stroma ist stärker grün als im Blattstiel, aber doch noch recht blaß. Die zahlreichsten Grana finden sich in der subpidermalen Zellschicht beiderseits. Beide Epidermen, mit Einschluß der Schließzellen, enthalten ebenfalls sehr kleine Plastiden von gleicher Beschaffenheit.

Im jungen Zustande ist somit die Verschiedenheit zwischen den einzelnen Organen resp. Organteilen bedeutend geringer als im erwachsenen Zustand. Die Differenzierung erfolgt durch Zunahme des Chlorophyllgehalts im peripherischen Gewebe des Zweiges. Zunahme der Grana im Blattstiel (und ebenso wohl auch in der Mittelrippe und eventuell den Nerven des Blattes), während im Mesophyll der Lamina der Chlorophyllgehalt zunimmt, die Grana aber abnehmen (in den obersten Schichten des Lichtblattes) oder vollkommen verschwinden (in den übrigen Schichten des Lichtblattes und im gesamten Gewebe des Schattenblattes).

XXI. Menispermaceae.

71) **Disciphania Ernstii* (Buitenzorg, Garten).

Das lange basale und das kleinere apikale Gelenk des Blattstiels sind hellgrau mit kaum merklichem rötlichem Ton. Alle Epidermiszellen sind hier fast ganz mit kleinen, rhombischen Kriställchen erfüllt, so daß ihr Inhalt undurchsichtig ist; daher die graue Farbe. Daneben führen die Epidermiszellen ganz kleine, blasse Chloroplasten Die Rinde und die Markperipherie enthalten Intermediärplastiden mit ziemlich stark grünem Stroma und zahlreichen tief orangen, fast roten Granis. Die Grana erscheinen als Körner von oft gestreckter Form und sehr variabler Größe, die vielleicht aus sehr kleinen Tröpfchen zusammengesetzt sind; sie sind im ganzen Stroma zerstreut, aber besonders an der Peripherie gedrängt, wo sie oft kontinuierliche, etwa den halben Umfang umfassende Gürtel bilden. Nur in der nächsten Umgebung der einzelnen Stränge finden sich kleinere, reine Chloroplasten. Das innere Markgewebe ist farblos.

Auch im Blattstiel und im Stengel, wo die Chloroplasten tiefer grün sind, enthalten dieselben rotorange Grana, aber viel kleinere und spärlichere. Die Lamina enthält reine Chloroplasten.

72) **Albertisia papuana var. buruensis* (daselbst).

Die Blattstiele nebst dem apikalen Gelenk sind gelblich. Sie enthalten kleine Chromoplasten mit ganz oder fast farblosem Stroma und wenigen bis mäßig zahlreichen, mittelgroßen, gelben Granis.

In jüngeren, kürzlich ausgewachsenen Blattstielen konnte ich in den kleinen blassen Chromoplasten auf direktem Wege keine gelben Grana sehen. Sie müssen aber wenigstens im Gelenk stellenweise vorhanden sein, denn bei Behandlung mit H_2SO_4 (Karotinreaktion) treten in den Plastiden deutliche tief blaue Körnchen auf (viel kleiner als im älteren Organ), während bei den reinen Chloroplasten nur eine gleichmäßige helle Bläuung eintritt[1]).

XXII. Lauraceae.

73) *„*Lauracea*“, kleiner Baum im Schattenpflanzenquartier des Buitenzorger Gartens.

[1]) Bei der Menispermacee *Diploclisia macrocarpa* fand ich die hellgelbe Farbe der Internodien und Blattstiele nur durch die gelbgefärbte, dicke Kutikula bedingt.

An den letztjährigen, erwachsenen Trieben sind die Internodien und Blattstiele grünlichgelb. Diese Färbung wird zum Teil durch eingestreute Zellen, welche ein gelbes Öl enthalten, bedingt, außerdem sind aber auch die Chloroplasten des ganzen Parenchyms von einem auffallend gelblichen Grün. Bei Ölimmersion erkennt man in ihnen zerstreute gelbe Grana, deren helle Farbe wenig von dem grünen Stroma absticht; es sind meist wenige ziemlich große, selten zahlreiche kleinere, kuglige Tropfen. — In der rein grünen Blattlamina enthalten die Chloroplasten keine gelben Grana, wohl aber farblose Tröpfchen, welche jenen entsprechen dürften.

In einem erst austreibenden Zweig enthielten die noch weichen Blattstiele und Internodien reine Chloroplasten ohne gelbe Grana.

74) **Cassytha filiformis*. Dieser im Habitus an *Cuscuta* erinnernde, aber gewöhnlich grüne Parasit ist u. a. auf den „Tausend Inseln" (nordwestlich von Batavia) gemein. Die Pflanze ist dort in der Regel auffallend dunkelgelb, bis fast orange, seltener grün gefärbt. Die Färbung scheint nicht oder wenigstens nicht allein von der Beleuchtung abzuhängen, denn ich sah gelbe Exemplare auch an schattigen, grüne auch an sonnigen Stellen (auch das im Buitenzorger Garten kultivierte Exemplar ist grün, obwohl es in der Sonne steht). Ich möchte glauben, daß es verschiedene Varietäten sind, zumal mir auch die anatomische Struktur (bei allerdings nur flüchtiger Untersuchung) bei beiden Formen nicht unwesentlich zu differieren schien [1]). Wohl aber scheint auch die grüne Form bei starker Besonnung sowie im Alter mehr oder weniger gelb werden zu können, während die gelbe an sonnigen Stellen besonders intensiv gefärbt ist; auch ist bei ihr an ungleich beleuchteten Trieben die Lichtseite von einem tieferen Gelb als die Schattenseite. Bei der gelben Form sind auch die Schuppenblättchen und die Haustorien gelb.

Untersucht wurden Stücke der gelben Form, welche ich von den Tausend Inseln lebend nach Buitenzorg mitbrachte.

[1]) Boewig (2 p. 399, 401) erwähnt gelegentlich ebenfalls, daß die von ihm in Florida beobachteten Pflanzen bald blaß lohfarbig (pale tawny yellow), bald dunkelgrün waren; er schreibt aber die Gelbfärbung nur der starken Belichtung zu. Da die von ihm erwähnte Gelbfärbung offenbar weit schwächer ist, als die von mir beobachtete, so hat Boewig vielleicht nur meine „grüne Form" vor Augen gehabt, die bei Besonnung gelblich werden kann.

Die dicke Kutikula des Stengels ist gelb. Die Epidermiszellen, mit Einbegriff der Schließzellen der Spaltöffnungen, enthalten auf der Lichtseite orange Chromoplasten, welche bis 2·8 μ Durchmesser erreichen; sie sind hier zahlreicher, dichter granulös und daher intensiver gefärbt, als das gewöhnlich in der Epidermis der Fall zu sein pflegt, wofern diese überhaupt Chromoplasten führt. In der Epidermis der Schattenseite hingegen sind die Plastiden meist ganz farblos, aber in einzelnen eingestreuten Zellen sowie speziell in den Schließzellen der Stomata blaß orange. Chromoplasten finden sich ferner im ganzen Rindengewebe, vielleicht mit Ausnahme der subepidermalen Schicht auf der Schattenseite, wo sie, wie in der Epidermis, durch Leukoplasten ersetzt zu sein scheinen; sie erreichen relativ bedeutende Dimensionen (bis 5·2 μ Durchmesser), und sind auf der Lichtseite sehr intensiv orangegelb, auf der Schattenseite blasser gefärbt; am zahlreichsten sind sie merkwürdigerweise in den inneren Rindenschichten. Auch das lebende peripherische Markgewebe (der zentrale Teil ist abgestorben) enthält spärliche kleine Chromoplasten. Chloroplasten fehlen bei der typischen gelben Form ganz. Die Grana sind in der Rinde der Schattenseite am wenigsten zahlreich und zugleich am gröbsten, daher hier besonders deutlich. Das Stroma ist meist ganz durch die Grana verdeckt; wo Partieen desselben sichtbar sind, erscheinen sie vollkommen farblos. Da die Chromoplasten auch nirgends einen grünlichen Farbenton haben, so scheint Chlorophyll in der ganzen Pflanze vollständig zu fehlen [1].

Bei der grünen Form habe ich nur konstatiert, daß die Kutikula farblos ist, die Epidermis Leukoplasten und das übrige Stengelgewebe ringsum reine Chloroplasten führt.

XXIII. Capparidaceae.

75) *Roydsia suaveolens* (Buitenzorg, Garten in der Nähe des Laboratoriums, ohne Nummer).

An den jungen und den soeben ausgewachsenen, noch weichen

[1] Schimper (8, S. 136) gibt an, daß bei *Cassytha arenaria* der Stengel, da wo er dem Sonnenlicht ausgesetzt ist, rote Chromoplasten enthält, die sich in der Gestalt von den Chloroplasten der beschatteten Teile nicht unterscheiden. Schimper beruft sich dabei auf Johow; er dürfte wohl eine briefliche Mitteilung meinen, denn in Johow's Publikationen konnte ich diese Angabe nicht finden.

Blättern (seltener auch an den schon erhärteten) hat der Blattstiel fast in der ganzen Länge oder wenigstens in seinem unteren Teil, zuweilen auch die Mittelrippe. einen schwachen rotbräunlichen Anflug; manchmal beschränkt sich dieser Anflug nur auf die Oberseite des Blattstiels. Die Ursache dieser Färbung bilden Intermediärplastiden in der Rinde. Diese, in den äußeren Rindenschichten klein und blaß, in den inneren größer und deutlich grün, enthalten sämtlich wenige kleine Grana von roter Farbe; zuweilen sah ich nur ein relativ großes Granum.

Dasselbe Verhalten findet man auch in den noch jungen, weichen Internodien der wachsenden Triebe, sowie in der noch ganz jungen (zirka 5 cm langen) Blattlamina; in der letzteren schwinden die Grana schon ziemlich lange vor dem Auswachsen [1]).

XXIV. Saxifragaceae.

76) *Brexia serrata* (Buitenzorg, Garten) [2]).

A) Die kräftigen, 1—2-jährigen, aufrechten Triebe (mit aufrechtabstehenden Blättern), welche aus dem basalen Teil des Stammes hervortreten, gehören zu meinen besten Objekten und erfordern eine eingehendere Besprechung. Der Blattstiel ist oberseits intensiv bräunlichrot, unterseits heller, leuchtend rotorange ohne braunen Ton; ebenso (doch etwas weniger intensiv) gefärbt ist die Mittelrippe des Blattes in ihrer ganzen Länge und (noch etwas schwächer) auch die Seitenrippen. Die übrige Lamina ist unterseits in ihrer ganzen Ausdehnung mit Ausnahme des äußersten Randes leicht rötlich angehaucht, oberseits ist sie grün, nur beiderseits von der Mittelrippe breitet sich die Rotfärbung auch auf einen schmalen Streifen des Mesophylls aus. — Der etwa 4 mm dicke, noch nicht mit Kork bedeckte Zweig ist schmutzig hellbräunlich mit stellenweise

[1]) Bei *Capparis tylophylla* sind die Blattstiele in der Jugend rot, später braun, die junge Lamina braun. Ursache: roter Zellsaft allein resp. in Kombination mit der grünen Farbe der Chloroplasten.

[2]) Nach Engler und Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien enthält die Gattung *Brexia* (*Saxifragaceae-Escallonieae*) nur eine Art, *B. madagascariensis* Thouars. Im Buitenzorger Garten werden drei Arten kultiviert: *B. serrata* Presl., *americana* (ohne Autornamen), *chrysophylla* Sw. Von diesen Namen ist nur der erste im Index Kewensis aufgeführt, und zwar als Synonym zu *B. madagascariensis*. Die beiden anderen Pflanzen stehen der *B. serrata* jedenfalls recht nahe, obwohl sie immerhin deutlich verschieden aussehen.

deutlich rötlichem Ton. Nur ein schmaler Querstreifen am Ansatz jedes Blattes mit Einschluß des Blattkissens ist schmutzig grünlichbraun; diese Farbe geht in den rötlichbraunen Ton des übrigen Internodiums ganz allmählich über. während sie gegen die rote Farbe des Blattstiels ganz plötzlich durch eine scharfe Querlinie abgegrenzt ist.

a) Lamina. Im Querschnitt erscheint das Mesophyll der Unterseite, etwa 2/3 der Blattdicke, schon dem bloßen Auge, noch deutlicher durch die Lupe, rosa gefärbt. Die Epidermis beiderseits enthält Leukoplasten. An sie schließen sich unterseits eine bis zwei Schichten Schwammparenchym mit blassen aber reinen Chloroplasten, oberseits 3—4 Schichten kurze Palissadenzellen mit stärker grünen Chloroplasten. Das übrige Mesophyll, noch mindestens 10 Schichten Schwammparenchym umfassend, enthält rote Chromoplasten. Die an der Grenze des Schwammparenchyms und Palissadenparenchyms gelegenen, kleineren Stränge sind rings von chromoplastenführendem Gewebe umgeben, daher ist hier das grüne Gewebe der Oberseite nur 2 (—3) Zellschichten dick. In der Mittelrippe ist das gesamte Gewebe bis an beide Epidermen rot, kleine Chromoplasten finden sich auch im Strangparenchym; seitlich von ihr tritt zunächst nur eine, dann zwei und drei Zellschichten mit Chloroplasten unter der oberen Epidermis auf, daher der makroskopisch sichtbare, allmählich schwindende rote Streifen entlang der Mittelrippe an der Blattoberseite. Die Chromoplasten sind ebenso groß wie die Chloroplasten, mit sehr deutlichen, auch ohne Immersion gut sichtbaren, mittelgroßen, tropfenförmigen Granis, deren Farbenton zwischen dunkel orange und rot liegt; die Grana sind zahlreich und ziemlich dicht und gleichmäßig angeordnet, lassen aber doch soviel von dem Stroma frei, daß dessen Farbe deutlich erkennbar bleibt, wofern es nicht viel Stärke führt. In den am intensivsten gefärbten mittleren Zellschichten ist das Stroma völlig oder doch nahezu farblos, in den Übergangsschichten ist es deutlich aber schwach grünlich. Der Übergang zu den reinen Chloroplasten der peripherischen Schichten ist trotzdem plötzlich. indem Intermediärplastiden mit vorwiegendem Chloroplasten-Charakter (stark grünes Stroma und wenige Grana) nicht vorkommen.

An diesem Objekt ist bemerkenswert, daß, der Regel entgegen, die am besten beleuchteten Zellschichten Chloroplasten führen, während die Chromoplasten auf das innere Gewebe beschränkt sind.

b) Blattstiel. Im Querschnitt ist die äußere Rinde sehr intensiv, die innere und das Mark nur schwach gefärbt. Die Chromoplasten sind überall mehr oder weniger reich an Stärke, was die Untersuchung erschwert. In den großen Chromoplasten der äußeren Rinde scheint das Stroma an der Oberseite grünlich, an der Unterseite farblos zu sein; die Grana sind groß, von rotoranger, fast ziegelroter Farbe. Im ganzen inneren Gewebe sind die Chromoplasten kleiner und spärlicher, auch ihre Grana kleiner. Nur in den Markstrahlzellen der Stränge sah ich kleine, sehr blasse Chloroplasten. Die Epidermis enthält keine gefärbten Plastiden.

c) Zweig. Auch hier ist im Querschnitt die Rinde schon makroskopisch deutlich rötlich. Ihre äußeren Schichten, wieder mit Ausschluß der Epidermis, enthalten Intermediärplastiden von vorwiegendem Chromoplasten-Charakter; die grüne Farbe des Stromas ist überall nur schwach, am stärksten noch in den mittleren Rindenschichten, während in der subepidermalen Schicht das Stroma vielleicht ganz farblos ist. In den inneren Rindenschichten finden sich Stärkekörner, denen Gruppen von Granis aufsitzen; im Mark überall zerstreute kleine Chromoplasten mit höchstens sehr blaß grünlichem Stroma. Chloroplasten scheinen ganz zu fehlen.

Die grünere Farbe des Blattkissens erklärt sich dadurch, daß das Stroma der Plastiden in der äußeren Rinde bedeutend stärker grün ist als anderwärts. Die scharfe Grenze gegen den Blattstiel wird durch ein paar Schichten kleinerer Zellen gebildet, welche wenige kleine Chromoplasten führen.

d) Von demselben Triebe wurde ein sehr junges, kaum 1 cm langes, noch zusammengefaltetes und aufrechtes Blatt untersucht. Es ist äußerlich ganz rotbraun gefärbt. Die Lamina enthält im gesamten Chlorenchym Intermediärplastiden, welche an der Außenseite (der späteren Unterseite) mehr chromoplastenartig, an der Innenseite mehr chloroplastenartig sind; die Grana sind von gleicher Farbe wie im erwachsenen Blatt, aber bedeutend kleiner. Anders verhält es sich im Blattstiel: sein Rindengewebe enthält an der intensiv gefärbten Außenseite größere Intermediärplastiden mit deutlich grünlichem Stroma, an der nur blaß gefärbten Innenseite sehr kleine Chromoplasten mit fast oder ganz farblosem Stroma; in der Markperipherie finden sich reine Chloroplasten. — Während der Entwicklung resp. beim Auswachsen des Blattes findet also, wie wir das schon mehrfach an anderen Objekten sahen, eine ziemlich

komplizierte Differenzierung der Plastiden statt, welche ihren Charakter je nach dem Ort in verschiedener Weise ändern.

B) An mehrere Jahre alten Trieben derselben Art wie *A)* war die Rotfärbung viel weniger ausgebreitet; nur die Blattstiele waren stark und allenfalls noch die Mittelrippen in ihrem Basalteil schwach gefärbt.

C) An den horizontalen oder hängenden Trieben der Krone des Bäumchens sind nur die Blattstiele der morphologisch oberen Blätter stark gefärbt (doch weniger als bei *A)* und *B)*), und zwar an der Unterseite intensiver; diejenigen der morphologisch unteren Blätter sind blaß gelblich, nur an der Unterseite rötlich angehaucht. Dieses Zurücktreten der Färbung der Blattstiele im Vergleich mit *A)* hat seinen Grund erstens darin, daß die Grana der Plastiden kleiner, spärlicher und blasser sind, zweitens darin, daß die Chromoplasten in einer oder zwei subepidermalen Schichten durch reine, blasse Chloroplasten ersetzt sind. In den Blattstielen der unteren Blätter finden sich Chromoplasten nur noch in den mittleren Schichten der unterseitigen Rinde; das übrige Gewebe enthält sehr blasse, an der Oberseite wohl ganz farblose Plastiden ohne Grana. Im Mesophyll der Lamina finden sich überall nur reine Chloroplasten. — Wir sehen hier also, im Vergleich mit *A)*, überall ein mehr oder weniger weitgehendes Schwinden der Grana, und zwar ist dieser Schwund gerade in den stärker beleuchteten Teilen am vollständigsten.

Das Verhalten von *A)*, *B)* und *C)* liefert uns eine bemerkenswerte Stufenleiter der Ausbildung der Plastiden an verschiedenen Trieben des nämlichen Exemplars, je nach deren Alter und Ort. Das betreffende Exemplar steht an einem offenen, gut beleuchteten Platz (Abt. XIII J).

D) Bei einem anderen, stark beschatteten Exemplar waren nur die Blattstiele intensiv gefärbt, und zwar, je nach dem Zweig, entweder aller oder nur der morphologisch oberen Blätter (das bezieht sich auf Zweige der Krone, andere waren hier nicht vorhanden). Dies zeigt, im Vergleich mit *C)*, daß nicht die Beleuchtung schlechthin für die Färbung entscheidend ist.

77) *Brexia americana* (Buitenzorg, Garten, neben Nr. 76 *(A—C)*).

Die Blattstiele sind, je nach dem Zweig, alle gelbbraun oder diejenigen der oberen Blätter rötlichgelb, besonders an der Unterseite; die Plastiden verhalten sich wie in den schwächer gefärbten Blattstielen von Nr. 76. Die Lamina ist rein grün.

Bei jungen Blättern desselben Triebes, schon entfaltet aber noch klein und weich, ist der Stiel nur unterseits schwach rötlich, die ganze Lamina mehr oder weniger bräunlichgrün. Ihr Chlorenchym enthält Intermediärplastiden, in den mittleren Schichten mehr chromoplastenartig (am stärksten rot um die Stränge herum), in den übrigen mehr chloroplastenartig, nur in 1 (—2) subepidermalen Schichten reine Chloroplasten. Beim Auswachsen der Lamina schwinden also die ursprünglich vorhandenen roten Grana vollständig.

78) *Brexia chrysophylla* (daselbst). Hier ist auch der Stiel an erwachsenen Blättern fast ungefärbt, nur an jüngeren, noch weichen Blättern im unteren Teil rötlich angeflogen. Ganz junge, noch kleine Blätter sind bräunlich, wie bei Nr. 77.

XXV. Mimosaceae.

79) *Acacia Cunninghamii* (Kew, temperiertes Gewächshaus. Stammt aus Australien). Die gelenkartige Basis der Phyllodien ist oberseits bräunlichrot. Das rührt in erster Linie von rotem Zellsaft in einigen peripherischen Zellschichten her. Daneben finden sich aber in denselben Zellen, sowie auch in einigen weiteren Rindenschichten mit farblosem Zellsaft, Plastiden von deutlich und einscheinend rein hellgelber Farbe, welche kleine Stärkekörner enthalten; sie wurden nicht genauer untersucht[1]).

XXVI. Caesalpiniaceae.

80) **Cassia alata*. Diese in Sumatra und Ceylon mehrfach wildwachsend gesehene Pflanze wurde an einem in Peradeniya kultivierten Exemplar untersucht. Sie fällt durch eine intensiv gelbbraune Farbe folgender Teile auf: das dicke Hauptgelenk der Blätter oberseits (die Unterseite ist unbestimmt grünlichbräunlich gefärbt), die Rhachis oberseits und schwächer auch am oberen Rande der Flanken, die Gelenke der Fiederblättchen, endlich ein schmaler Randstreif der Blättchen. Alle diese Teile enthalten, überall mit Ausnahme der Epi-

[1]) Sehr junge Phyllodien sind in ihrer ganzen Ausdehnung braun gefärbt, was jedoch eine ganz abweichende Ursache hat. Sie sind nämlich mit einer kontinuierlichen mehrschichtigen Hülle bedeckt, bestehend aus anscheinend verzweigten, mehrzelligen, durch ein harziges Sekret miteinander verkitteten Haaren; viele peripherische Zellen dieser Haare sind mit einer homogenen, braunen bis rotbraunen Masse erfüllt. Das junge Phyllodium selbst ist grün.

dermis, ziemlich kleine, rundliche Chromoplasten von rein gelbbrauner Farbe (ohne orangen Ton) mit sehr deutlichen tröpfchenartigen, mäßig zahlreichen und mehr oder weniger locker angeordneten braunen Granis und ganz farblosem Stroma.

a) Im Hauptgelenk besteht die sehr dicke Rinde aus zwei verschiedenen Regionen, einer äußeren, durchscheinenden, bräunlichen, und einer inneren, weißlichen (mit Interzellularen). An der Oberseite führen beide Regionen Chromoplasten, nur sind diese in der inneren Region spärlich und klein. An der Unterseite ist die äußere Region makroskopisch schmutzig blaßgrünlich und führt Intermediärplastiden mit blaßgrünem Stroma und spärlichen bis einzelnen Granis von normaler Größe; die innere Region enthält überhaupt keine gefärbten Plastiden.

b) Die Gelenke der Blättchen sind durch eine schief orientierte Mediane in eine braune und eine schmutziggrünliche Längshälfte geteilt, deren erstere schräg nach abwärts gerichtet ist; dies ist der am tiefsten braun gefärbte Teil der ganzen Pflanze. Außer der Rinde der braunen Seite enthält auch das dickwandige Parenchym des kleinen Markes Chromoplasten; die grünliche Seite enthält Intermediärplastiden in der Rinde.

c) In der Rhachis führt die Rinde oberseits Chromoplasten, an den Flanken und der Unterseite Intermediärplastiden.

d) Am Rande der Blättchen zieht sich ein chromoplastenreiches, indifferentes Gewebe, die ganze Dicke zwischen beiden Epidermen einnehmend, bis an einen nahe dem Rande verlaufenden Leitstrang; es geht innen ziemlich plötzlich mit einer schiefen Grenzfläche in das rein grüne Chlorenchym über.

81) *Cassia obovata* (in einem Wüsten-Wadi bei Assuan in Ägypten gefunden; anscheinend dieselbe Pflanze kommt auch in den Wadis bei Kairo vor). Hat orangebraune Hauptgelenke und noch greller und reiner orange gefärbte Blättchengelenke. Alles Übrige ist rein grün. Als ich die Pflanzen in Assuan mikroskopisch untersuchen konnte, waren sie schon halb vertrocknet; ich beschränkte mich also darauf zu konstatieren, daß die Rinde der beiderlei Gelenke, anscheinend mit Ausschluß der Epidermis, massenhaft Chromoplasten führt[1]).

[1]) *Cassia montana* (Buitenzorg, Garten). Die gelbe Farbe des Blattstiels und der Rhachis rührt her von Haaren mit gelber Membran sowie von eingestreuten Zellen mit gelbem Zellsaft.

XXVII. Papilionatae.

82) *Castanospermum australe* (Buitenzorg, Garten, ohne Etiquette, als Stützbaum im Lianenquartier; die Richtigkeit der Bestimmung zweifelhaft).

Die Gelenke der Fiederblättchen sind oberseits schmutziggelb, unterseits gelblichgrün. Das Rindenparenchym mit Einschluß der Epidermis führt kleine Chromoplasten, welche auf der Oberseite ziemlich intensiv und rein gelb, auf der Unterseite grünlichgelb gefärbt sind. Nur in günstigen Fällen sind winzige, dicht gelagerte Grana erkennbar; das Stroma scheint an der Oberseite farblos, an der Unterseite grünlich zu sein.

XXVIII. Zygophyllaceae.

83) **Guajacum Breynii* (im Botanischen Garten zu Madras kultiviert, in Peradeniya in fast ganz ausgetrocknetem Zustand untersucht).

Das kleine Hauptgelenk des Blattes und die Gelenke der Fiederblättchen orangebraun. Blattstiel, Rhachis und Hauptnerven der Blättchen gelblich bis gelbraun. Die Rindenzellen der Gelenke (ob auch die Epidermiszellen, blieb unklar) enthielten zahlreiche orangebraune Körnchen und unregelmäßige Tropfen, welche, zumal sie eine schöne Karotinreaktion gaben, nichts Anderes als Zerfallsprodukte von Chromoplasten sein konnten. In der Rhachis, wo diese Gebilde weniger zahlreich und hellerfarbig waren, konnte man auch Spuren von Chlorophyll sehen, so daß hier wohl Intermediärplastiden vorhanden waren.

XXIX. Simarubaceae.

84) **Picrodendron baccatum* (Buitenzorg, Garten). Der Stiel des dreizähligen Blattes, die Stiele und Mittelrippen der Blättchen sind schmutziggelb, enthalten kleine, blasse Chromoplasten mit gelben Granis, in der Rinde wohl mit farblosem, im Mark mit grünlichem Stroma. Dieselben sind schon im jungen Blatt vorhanden.

XXX. Polygalaceae.

85) **Xanthophyllum vitellinum* (Buitenzorg, Garten). Der allen Besuchern Buitenzorgs wohlbekannte prächtige Baum am Eingang

in das Farnquartier bietet für gewöhnlich nichts Auffallendes in seiner Färbung. Zur Zeit des Austriebes aber sieht er merkwürdig buntscheckig aus, denn die Laminae der wachsenden Triebe sind völlig farblos oder höchstens ganz blaßgrünlich, die jungen Zweige, die Blattstiele und Mittelrippen (in geringerem Grade auch die Seitenrippen ersten Grades) hochgelb gefärbt.

a) In den jungen Blattstielen und Mittelrippen finden sich gelbe Chromoplasten im ganzen parenchymatischen Gewebe mit Ausschluß der Epidermis. Sie sind in den mittleren Rindenschichten am größten, in den peripherischen Rindenschichten und dem Mark klein. Die intensiv gelben bis orangegelben Grana sind sehr klein, selten mit etwas größeren untermischt, meist peripherisch angeordnet; das Stroma ist wenigstens in den meisten Chromoplasten ganz farblos. Von der Mittelrippe aus erstrecken sich Chromoplasten mit allmählich spärlicher werdenden Granis auch noch ein wenig in das Gewebe der Lamina hinein.

b) Die jungen Internodien verhalten sich ebenso, nur scheint in der inneren Rinde, dem Mark und dem Strangparenchym das Stroma der Plastiden ganz blaß grünlich zu sein. Auch die kleinen, noch in Teilung begriffenen Epidermiszellen schienen mir hier winzige Chromoplasten zu enthalten.

c) An vorjährigen Trieben sind Zweige und Blätter rein grün, nur die Unterseite der Mittelrippe ist noch schwach gelblich. In dieser führt das Parenchym der unterseitigen Rinde und des Phloëms der Stränge blaßgrüne Plastiden mit meist nur wenigen, aber ziemlich großen Granis. Im Blattstiel und den Internodien enthalten die Chloroplasten ebenfalls noch gelbe Grana, welche aber gegenüber der grünen Farbe des Stromas so zurücktreten, daß ihre Anwesenheit sich in der äußeren Farbe des Organs nicht verrät. Nur die Lamina (welche auch in der Jugend keine gelben Grana enthielt) führt reine Chloroplasten. — Bei diesem Objekt findet also bei dem Auswachsen der Organe wohl eine Abnahme, aber kein völliges Schwinden der Grana statt.

XXXI. Euphorbiaceae.

86) **Croton grandulosus var. hirtus* (eine krautige Pflanze, bei Buitenzorg wild wachsend). An den von mir gefundenen Exemplaren (und nach Herrn J. J. Smith's Mitteilung soll es gewöhnlich

so sein) waren die Stengel mit Ausnahme der dünnen Endzweige auffallend rosa mit einem Stich ins Ziegelrote gefärbt; schmale, teils unterbrochene, teils durchgehende Längsstreifen zeichneten sich durch bedeutend intensivere Färbung aus. Im allgemeinen war die Färbung an der einen Seite, wohl der stärker beleuchteten, erheblich stärker; die feineren Zweige waren oft nur auf der einen Seite rötlich, auf der anderen blaßgrün.

Im Querschnitt durch den Stengel erscheint nur ein schmaler peripherischer Streif rot gefärbt. Mikroskopisch sieht man unter der Epidermis, noch durch eine Zellschicht von ihr getrennt, mehrere Schichten kollenchymähnlich verdickter, komprimierter Zellen; dieses Gewebe hat schmale Unterbrechungen, in denen das rote Rindenparenchym bis an die Epidermis reicht, und diese Stellen sind es, welche äußerlich als intensiver rote Streifen erscheinen. Abgesehen von diesen Streifen ist das Rindenparenchym nur zwei Zellschichten stark; zwischen ihm und dem Zentralzylinder liegen Gruppen von Sklerenchymfasern und eine bis zwei großzellige inhaltsarme Zellschichten.

Die Epidermis führt überall, mit Ausnahme der Schließzellen der Stomata, der eigestreuten Ölzellen und der als bräunliche Knötchen erscheinenden Haarbasenreste, zahlreiche rundliche, rote Chromoplasten, welche bald um den Kern gehäuft, bald im Protoplasma zerstreut sind; ihr Durchmesser beträgt nur $2-2^1/_2$ μ. Bei Ölimmersion und geöffnetem Abbe erkennt man deutlich winzige, intensiv rote Grana, regellos in dem farblosen Stroma zerstreut.

Im peripherischen Rindenparenchym sind an der Lichtseite die Chromoplasten sehr zahlreich, rundlich bis elliptisch, viel größer als in der Epidermis und wohl die größten, welche ich bei Phanerogamen angetroffen habe: die runden bis zirka 5·7 μ Durchmesser, die gestreckten bis zirka $8^1/_2 \times 4^1/_2$ μ. Die Grana sind ziemlich grobe, gelblichrote Tropfen von schwankender Größe (die größten nicht viel kleiner als die ganzen Chromoplasten der Epidermis), so dicht gedrängt, daß von dem Stroma nichts zu sehen ist. In dem kollenchymartigen Gewebe und der großzelligen, innersten Schicht finden sich ebenfalls Chromoplasten, etwa von gleicher Größe und Beschaffenheit wie in der Epidermis. Wenigstens auf der Lichtseite des Stengels führen auch die Markstrahlen und das peripherische Markgewebe winzige Chromoplasten.

Die blassere Färbung der „Schattenseite“ erklärt sich dadurch,

daß die Grana weniger intensiv gefärbt und auch etwas weniger zahlreich sind; wo zwischen ihnen etwas von dem Stroma durchscheint, ist dieses deutlich grünlich. Sehr vereinzelt finden sich hier kleine grüne Zellgruppen, in deren Plastiden das Stroma ausgesprochen grün, die Grana ebenso groß und zahlreich wie sonst, aber ganz farblos sind. Solche Zellgruppen liegen manchmal unter Spaltöffnungen, der Zusammenhang beider ist aber bei diesem Objekt sicher nicht konstant. Sonst enthält der Stengel durchaus keine Chloroplasten; wo Chromoplasten fehlen (wie in den inneren Schichten des Marks), ist das Gewebe farblos.

XXXII. Hippocrateaceae.

87) **Hippocratea indica* (in Mittel-Ceylon mehrfach gefunden, in Peradeniya an bereits vertrocknetem Material untersucht).

Die dünnen, zirka 1 cm langen Blattstiele sind meist in ganzer Länge, wenigstens aber in ihrem basalen Teil intensiv gelb, bis dunkelgelb mit einem Stich ins Orange; ebenso die Mittelrippe des Blattes, welche jedoch bei älteren Blättern nur an der Unterseite des basalen Teiles ausgesprochen gelb ist. Überhaupt ist die Färbung der Unterseite der Organe stärker ausgeprägt. Oft ist auch ein mehr oder weniger schmaler Rand der Lamina gelb. An wachsenden Trieben sind die jungen, noch mehr oder weniger kleinen Blätter in ihrer ganzen Ausdehnung gelb, die jungen Internodien grünlichgelb, die jüngsten rein gelb. Die Färbung bleibt beim Trocknen unverändert erhalten (was bei den meisten Objekten leider nicht der Fall ist), nur die jungen Internodien werden mehr oder weniger braun.

An dem ausgetrockneten Material konnte ich überall noch ganz deutlich die gelben Chromoplasten erkennen; in der jungen Lamina finden sie sich im gesamten Mesophyll, in Stiel und Mittelrippe des jungen und des erwachsenen Blattes in der ganzen Rinde, im jungen Internodium außer der Rinde auch im Mark. Nur die Epidermis ist wahrscheinlich überall frei von Chromoplasten. Details der Struktur waren natürlich nicht mehr erkennbar. Die Farbe ist namentlich bei den jüngeren Organen eine so rein gelbe, daß Chlorophyll höchstens in Spuren beigemengt sein kann.

Dieser interessante Fall schließt sich nahe an den von *Xanthophyllum* (Nr. 85) an, doch mit dem Unterschied, daß auch die La-

mina in der Jugend stark gelb ist und daß die Gelbfärbung der Blattstiele und Mittelnerven länger erhalten bleibt. Bei älteren Blättern geht sie zwar auch hier mehr oder weniger zurück, scheint aber wenigstens an der Unterseite des Blattstiels und im Basalteil seiner Oberseite dauernd zu bleiben. Die Ergrünung der Lamina beginnt zuerst in der Mitte der Blatthälften; Mittellinie, Spitze und Rand bleiben am längsten gelb. — Leider bleibt es unbekannt, ob nicht auch hier in den vollständig ergrünten Organen gelbe Grana erhalten bleiben.

Unter den zahlreichen *Hippocratea*-Arten, welche in Buitenzorg kultiviert werden, habe ich keinen ähnlichen Fall beobachtet[1]).

XXXIII. Icacinaceae.

88) **Gonocaryum fuscum* (Buitenzorg, mehrere Exemplare an verschiedenen Stellen des Gartens) ist stets ausgezeichnet durch die höchst auffallenden, intensiv orangen Blattstiele. Dieselben sind zirka 7 mm lang und 3 mm dick, gelenkartig ausgebildet, mit querfaltiger Oberfläche, kleinem, geschlossenem Holzkörper nahe der Oberseite und dickem Schwellgewebe unterseits. An der Basis geht die orange Farbe des Stiels ganz unvermittelt in die schmutziggrünliche des Blattkissens über; die scharfe Grenzlinie beider erweist sich mikroskopisch als eine schmale, tiefe Ringfurche. Die Mittelrippe des Blattes ist unterseits fast in ihrer ganzen Länge gelb; in der ihr oberseits entsprechenden Längsfurche verläuft ein schmaler gelber Streif, welcher aber nur etwa das basale Viertel derselben einnimmt und spitzenwärts allmählich in das reine Grün der Lamina übergeht. Auch die unterseits vortretenden Seitennerven erster Ordnung sind schwach gelblich.

a) Der Blattstiel erscheint im Querschnitt überall orange; am intensivsten in der peripherischen Schicht der Oberseite; nur der Holzkörper hat einen schwach grünlichen Ton, welcher von kleinen, blassen, schwer sichtbaren Chloroplasten in Holzparenchym und Markstrahlen herrührt. Das gesamte übrige Gewebe, mit Einschluß der Epidermis und des kleinen Markes, führt zahlreiche Chromoplasten, deren Farbe in der unterseitigen Epidermis gelb,

[1]) *Hippocratea glaga* hat zwar orange Blattstiele, die Färbung wird aber durch einen entsprechend gefärbten Inhaltsstoff (Zellsaft?) in zahlreichen Rindenzellen verursacht.

sonst überall tief orangerot ist; am zahlreichsten und auch am größten sind sie in den peripherischen Schichten der oberseitigen Rinde. Die kleinen Grana sind sehr dicht gelagert, nur in den Chromoplasten der Epidermis lockerer und meist peripherisch angeordnet; das Stroma ist, soweit überhaupt erkennbar, ganz farblos. Die Chromoplasten der Rinde bilden oft Stärke.

b) Die Zweige sind von bräunlicher Farbe, oberseits mit grünlichem, unterseits mit gelblichem Ton. Ihr Gewebe enthält Intermediärplastiden, oberseits stark grün mit zerstreuten, sehr kleinen gelben Granis, unterseits mit blaßgrünlichem Stroma und zahlreichen Granis. Die Epidermis ringsum führt kleinere, rein gelbe Chromoplasten.

c) An den wachsenden Trieben sind die Blattstiele, auch die noch sehr jungen, schon gelb, ebenso, nur in geringerem Grade, die jungen Internodien, und zwar beide vorwiegend resp. ausschließlich oberseits (d. i. für die Internodien umgekehrt wie im erwachsenen Zustand). Die Rinde des Blattstiels enthält oberseits Chromoplasten, unterseits Intermediärplastiden, diejenige des Internodiums oberseits Intermediärplastiden, unterseits Chloroplasten; auch die Epidermis enthält bereits Chromoplasten, das Mark hingegen Chloroplasten. — Die ganz junge Lamina ist blaßgelblich; ich vermochte hier keine deutlichen Plastiden zu erkennen.

Die anderen in Buitenzorg kultivierten *Gonocaryum*-Arten bilden in Bezug auf die Färbung der Blattstiele eine kontinuierliche Reihe. Bei *Gonocaryum pyriforme var. planifolium* sind die Blattstiele ebenso orange wie bei Nr. 88, bei einer anderen Varietät derselben Spezies, bei *G. obovatum* und einer unbenannten Art sind sie gelb (die Zweige rein grün), endlich bei *G. spec.* (Borneo) und wohl noch bei anderen Arten sind sie grün, mit reinen Chloroplasten[1]).

XXXIV. Passifloraceae.

89) **Passiflora spathulata* (Buitenzorg, Garten).

Das halbmondförmige, rein grüne Blatt enthält auf der Unterseite beiderseits von der Mittelrippe je eine Reihe von Nektarien

[1]) *Gonocaryum melanocarpum* repräsentiert überdies den Fall, daß die hellgelbe Farbe der Oberseite des Blattstiels durch einen gelösten gelben Inhaltsstoff in den peripherischen Zellschichten bedingt wird.

in Form flacher, runder Vertiefungen. Makroskopisch erscheinen sie braun, doch zeigt sich bei näherer Untersuchung, daß die braune Farbe nur von Chloroplasten und rotem Zellsaft in den die Nektarien rings umgebenden Zellen herrührt, während das mehrschichtige, kleinzellige Gewebe der Nektarien selbst blaßgelblich ist; Plastiden konnte ich in demselben nicht unterscheiden. Jedem Nektarium entspricht auf der Oberseite des Blattes ein flacher, hellgelber Höcker. Hier führt das Parenchym kleine, grünlichgelbe Plastiden, in denen sich bei Ölimmersion Grana-artige Tröpfchen unterscheiden lassen; doch konnte ich durch direkte Beobachtung nicht entscheiden, ob es farblose Tröpchen in grünlichgelbem Stroma oder hellgelbe Tröpfchen in rein grünem Stroma sind. Die Entscheidung brachte erst die Anwendung der Karotinreaktion, bei der diese Tröpfchen sich stark blau färbten, während in den Chloroplasten des übrigen Gewebes nichts dergleichen auftrat. Es müssen also karotinhaltige Tröpfchen sein, den Granis der anderen Objekte entsprechend, deren hellgelbe Farbe sich aber von der hellgrünen Farbe des Stromas nicht deutlich genug abhebt.

XXXV. Araliaceae.

90) *Pseudopanax ferox.* (Kew, temperiertes Gewächshaus. Stammt aus Neu-Seeland). Das schmale lederige Blatt ist oberseits schwärzlich [1]), seine breite, oberseits flach vortretende Mittelrippe orangebraun. In dieser sind es mehrere hypodermähnlich ausgebildete, von der oberseitigen Epidermis bis an den Leitstrang reichende Gewebeschichten, welche Chromoplasten führen (eine mittlere Schicht führt überdies roten Zellsaft). Die Chromoplasten sind relativ groß, mit völlig farblosem Stroma und groben, schon ohne Immersion deutlich sichtbaren, orangebraunen Granis.

XXXVI. Loganiaceae.

91) **Fagraea litoralis* (Buitenzorg, Garten). Obwohl die äußere Färbung der Organe (abgesehen von den Stipeln) nichts davon ver-

[1]) Diese Farbe rührt her von der Kombination der rein dunkelgrünen Färbung der Chloroplasten des Chlorenchyms mit dem tiefroten Zellsaft der innersten Hypodermschicht (dieselbe bildet die direkte Fortsetzung der im Text erwähnten, ebenfalls roten Zellsaft führenden Schicht im Mittelnerv). Die übrigen Schichten des mehrschichtigen Hypoderms sind farblos.

muten läßt, finden sich doch in verschiedenen Organen Intermediärplastiden.

a) Die Internodien, sowohl junge wie völlig ausgewachsene, enthalten in dem peripherischen kollenchymartigen Gewebe (mit Ausschluß der Epidermis) Plastiden mit blaßgrünem Stroma und sehr kleinen, blaß orangen Granis, welche meist zu wenigen dichten, an der Peripherie der Plastiden gelegenen Gruppen zusammengedrängt sind. Das eigentliche Chlorenchym, welches die innere Rinde bildet, führt große, dunkelgrüne Chloroplasten ohne farbige Grana.

b) Im Blattstiel und in der Blattmittelrippe verhält es sich ebenso, nur sind hier die Grana dunkel orange, nicht gruppenweise gehäuft. Im basalen Teil des Blattstiels ist in den Plastiden des Kollenchyms das Stroma sehr blaß, die Grana zahlreich, es sind also fast reine Chromoplasten; hier enthalten auch die Chloroplasten der inneren Rinde einzelne orange Grana.

c) Die intrapetiolaren Stipeln (lippenartige Ausbreitungen an den Rändern der Oberseite der Blattstielbasis, welche am obersten Blattpaare vollkommen verwachsen sind und den Vegetationskegel einhüllen, bis die Röhre durch das Heranwachsen des nächsten Blattpaares gesprengt wird) sind am Rande schon makroskopisch bräunlichgelb. Hier enthalten sie in ganzer Dicke Chromoplasten mit höchstens ganz blaß grünlichem Stroma und zahlreichen tief orangeroten Granis; auch die Epidermis führt hier ebensolche, nur kleinere Plastiden. Außerhalb der Randpartie findet ein allmählicher Übergang zum Verhalten der Blattstielbasis statt.

d) Die Blattlamina enthält im allgemeinen reine Chloroplasten, doch in einem schmalen, nur wenige Zellreihen breiten Randstreif führt das Gewebe (mit Ausschluß der Epidermis) kleine, blaß grüngelbe Intermediärplastiden.

— Ganz ähnlich verhält sich *Fagraea borneensis*, bis auf die hellere (gelbe) Farbe der Grana und einige andere Differenzen im einzelnen.

92) *Fagraea monantha* (daselbst). Internodien, Blattstiel, Stipeln und Mittelrippe verhalten sich im wesentlichen ebenso wie bei Nr. 91, doch ist der Chromoplasten-Charakter der Plastiden im allgemeinen stärker ausgeprägt; hervorzuheben ist, daß hier auch die Epidermis an Internodien und Blattstiel Chromoplasten führt. — Dagegen weist die Blattlamina bei dieser Spezies bemerkenswerte

Besonderheiten auf, und eine weitere Eigentümlichkeit bilden die Niederblätter.

a) Das erste Blattpaar an den Trieben wird von Niederblättern gebildet. Diese sind, wenigstens auf der einen Fläche, in ihrer ganzen Ausdehnung auffallend gelbrot; besonders intensiv ist die Färbung nahe dem apikalen Rand (entsprechend dem Rande der Stipeln der Laubblätter). Das ganze Gewebe enthält zahlreiche große, tief gefärbte Chromoplasten; die kleinen dunkel orangeroten Grana sind in der inneren Partie des Stromas gedrängt, von einem deutlichen farblosen Saum umgeben.

b) In der Lamina der Laubblätter ist die unterseitige Epidermis (mit Ausnahme der Schließzellen) durch den Besitz von Chromoplasten ausgezeichnet. Dieselben sind relativ groß, von meist elliptischer Gestalt, und enthalten in farblosem Stroma wenige gelbe Grana (zuweilen nur je eines), welche im zentralen Teil der Plastide liegen und den Eindruck von Körnern machen, möglicherweise aber jedes aus einer dichten Gruppe winziger Tröpfchen bestehen

Die Spaltöffnungen sind außer den Schließzellen noch von je drei Nebenzellen umgeben, welche, im Querschnitt keilförmig, von innen her sich zwischen die Schließzellen und die gewöhnlichen Epidermiszellen einzwängen, ohne die Kutikula zu erreichen; in ihrer Gesamtheit umgeben sie ringförmig den Eingang der Atemhöhle. Diese Zellen zeichnen sich vor den übrigen Epidermiszellen durch zahlreichere und viel tiefer, nämlich intensiv orangebraun gefärbte Chromoplasten aus; dieselben enthalten tropfenförmige, dichtgedrängte Grana in solcher Menge, daß von dem Stroma nichts erkennbar ist. Die Anhäufung intensivgefärbter Pünktchen um jede Spaltöffnung ist (bei geöffnetem Abbe) schon bei kaum 100-facher Vergrößerung auffallend.

Die subepidermale Zellschicht der Unterseite enthält Intermediärplastiden (blaßgrünes Stroma, gelbe Grana), das übrige Mesophyll reine Chloroplasten.

c) Nektarien. Die Blätter der *Fagraea*-Arten besitzen höchst merkwürdige Nektarien in Form eines komplizierten Systemes von tief ins Blattgewebe eindringenden, verzweigten Spalten, welches durch eine Öffnung in der Epidermis nach außen mündet[1]; diesel-

[1]) Sie sind von A. Zimmermann (Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, XVIII, 1901) näher beschrieben worden.

ben sind über beide Flächen der Lamina zerstreut. Die Spalten umgibt ein sehr kleinzelliges Gewebe mit dichtem Inhalt und je einer Kristalldruse pro Zelle; dieses Gewebe ist seinerseits umgeben von einem dichten Geflecht verzweigter, dickwandiger Faser-Idioblasten[1], welche zwar auch sonst im Blatt vorhanden, aber nicht so zahlreich und verflochten sind wie hier; das Ganze bildet ein senkrecht zur Blattfläche etwas abgeflachtes Ellipsoid, das mehr als die halbe Blattdicke einnimmt.

Die oberseitigen Nektarien sind bei *F. monantha* äußerlich von einem ziemlich scharf begrenzten, gelblichen Fleck von zirka 1—1½ mm Durchmesser umgeben. Das subepidermale Wassergewebe, welches sonst an der Blattoberseite aus 3—4 Schichten geräumiger Zellen mit kleinen, blassen Chloroplasten besteht, ist in diesem Fleck durch 2—3 Schichten kleinerer, etwas kollenchymatisch verdickter Zellen ersetzt. Dieses Gewebe sowohl wie die Epidermis (ausgenommen im Zentrum des Fleckes, der Nektarienmündung zunächst) führen kleine, gelbe Chromoplasten mit farblosem Stroma. Auch das dichte, kleinzellige Nektariengewebe selbst ist schwach gelblich, und bei gelinder Aufhellung der Schnitte mit verdünntem Chloralhydrat zeigt sich, daß es kleine, hellgelbe Chromoplasten enthält.

Die unterseitigen Nektarien sind äußerlich von einem größeren, nicht scharf begrenzten, viel stärker gelb gefärbten Hof umgeben. Das Nektariengewebe selbst verhält sich wie oben. Außerdem ist aber (wie am Querschnitt nach Chloralhydrat-Behandlung schon bei schwacher Vergrößerung sehr schön zu sehen) das Nektarium ringsum von chromoplastenführendem Gewebe umhüllt. Die Epidermis und die subepidermale Schicht (welche auch sonst Chromoplasten führen) enthalten deren am meisten, deutlich mehr als an anderen Stellen der Lamina. Das Schwammparenchym enthält Chromoplasten allseitig bis zu einer ansehnlichen Entfernung von dem Nektarium, nach innen bis zu seiner Grenze gegen das Palissadenparenchym; in der näheren Umgebung des Nektariums sind es reine Chromoplasten, weiter auf längerer Strecke Intermediärplastiden, schließlich durch Chloroplasten mit wenigen gelben Granis in die reinen Chloroplasten des normalen Gewebes übergehend.

Es muß erwähnt werden, daß die besprochenen Verhältnisse kei-

[1]) Ein von Zimmermann nicht erwähnter Umstand.

neswegs konstant sind. Sogar an dem nämlichen Exemplar kommen Blätter vor (namentlich die älteren, zuweilen aber auch erst kürzlich ausgewachsene), bei denen die Unterseite der Lamina rein grün, die Umgebung der Nektarien weißlich ist. Bei einem solchen Blatt fand ich in der unterseitigen Epidermis kleine, blasse Chloroplasten, in den Nebenzellen der Spaltöffnungen größere, stärker grüne Chloroplasten, meist (doch wohl nicht überall) mit gelben Granis, in der subepidermalen Schicht große Chloroplasten, die nur ausnahmsweise gelbe Grana führten.

— Bei einigen weiteren *Fagraea*-Arten des Buitenzorger Gartens (nicht näher untersucht) war nichts Gelbes zu sehen, auch nicht der Rand der Stipeln [1]).

93) *Fagraea imperialis* (daselbst) gehört auch zu den Arten, bei denen normalerweise alle Teile rein grün sind. Doch haben die Blätter häufig ziemlich große (bis zirka 5 mm Durchmesser), intensiv gelbe Flecken, welche, obwohl keine tierischen oder pilzlichen Parasiten zu sehen sind, pathologischer Natur sein müssen, da in den meisten das Gewebe im Zentrum abgestorben und verfärbt ist. Untersucht wurde ein derartiger großer Fleck; er war ziemlich scharf umgrenzt, etwas vorgewölbt, indem das Blatt hier etwas dicker war als in den normalen Partieen. Das Gewebe war überall lebend, stellenweise pathologisch verändert, vorwiegend aber ganz normal. An diesen Stellen führt es in der ganzen Dicke des Blattes Chromoplasten; diese sind in der beiderseitigen Epidermis und im Wassergewebe der Oberseite blaßgelb, sonst überall goldgelb, mit entsprechend gefärbten Granis in farblosem Stroma.

(Gentianaceae).

Nach Johow (6, S. 419), auf dessen Befunden auch Schimper (8, S. 140) fußt, hat von den chlorophyllfreien, saprophytischen *Voyria*-Arten *V. trinitatis* spindelförmige, fleischrote, *V. uniflora* runde, gelbe Chromoplasten, durch welche bei beiden die Färbung des Stengels bestimmt wird; bei *V. tenella* hingegen wird die rosenrote Farbe durch den Zellsaft bedingt, neben welchem sich Leukoplasten finden.

[1]) Bei *Fagraea lanceolata* sind zwar die Internodien der Kurztriebe gelblich, die Färbung rührt aber nicht von Chromoplasten, sondern von orangen ölartigen Kugeln in den Epidermiszellen her.

XXXVII. Apocynaceae.

94) **Landolphia sphaerocarpa* ist die einzige unter den vielen in Buitenzorg kultivierten Arten der Gattung, welche gelbe Blattstiele hat. Die Färbung ist oberseits dunkler. und an der Basis ganz scharf gegen das grüne Blattkissen abgesetzt. Das ganze parenchymatische Gewebe führt dunkelgelbe, dicht und sehr fein granulöse Chromoplasten; sehr kleine Chromoplasten finden sich auch in der oberseitigen Epidermis; in der unterseitigen blieb es mir zweifelhaft, ob die winzigen blassen Plastiden hellgelb oder hellgrün sind.

Der Stiel eines soeben ausgewachsenen, noch etwas weichen Blattes ist heller gelb. Die Chromoplasten sind weniger dicht granulös, die winzigen, braungelben Grana daher deutlicher unterscheidbar, vornehmlich an der Peripherie des anscheinend ganz farblosen Stromas gehäuft. Die oberseitige Epidermis enthält schon deutliche, aber blaßgelbe Chromoplasten. In der grünlichen Unterseite führt die Epidermis Leukoplasten, die subepidermale Zellschicht sehr blasse Chloroplasten, die innersten Rindenschichten reine Chloroplasten (während am älteren Objekt auch diese Schichten Chromoplasten enthalten).

95) **Heligme spec.* (Buitenzorg, Lianenquartier, Abt. XVII A, Nr. 2). Die Blätter sind rein grün, haben aber oft gelbe Flecke, verursacht durch eine kleine, auf der Blattoberseite sitzende Schildlaus. Die gelbe Farbe erstreckt sich stets auf die ganze Dicke des Blattes; sie ist oberseits goldgelb, unterseits blasser. Bei kleinen, wohl jungen und erst seit kurzer Zeit wirkenden Tieren ist der Fleck klein und rund, er erscheint oberseits nur als schmaler, gelber Saum um das Tier herum. Bei größeren Tieren (von zirka 1 mm Durchmesser) sind die Flecke fast stets elliptisch, und zwar einseitig ausgebildet, indem das Tier nahe dem einen Ende der Ellipse sitzt; die mehrere *mm* lange größere Achse der Flecke ist verschieden orientiert, anscheinend ohne Beziehung zur Struktur des Blattes. Oberseits ist oft ein dunkler, gelber, ziemlich scharf begrenzter Mittelstreif von etwa 1 mm Breite zu unterscheiden, der von einer breiteren, blaßgelben Zone eingefaßt ist; unterseits ist der Fleck gleichmäßig gefärbt und verliert sich allmählich am Rande.

Führt man einen Querschnitt durch einen solchen Fleck in einiger Entfernung vom Tier, so erscheint das Gewebe in seiner ganzen Dicke gelb. Mikroskopisch zeigt sich die Struktur ganz normal,

das Gewebe lebend und unbeschädigt, aber die Chloroplasten sind durch ebenso große Chromoplasten ersetzt, welche zahlreiche kleine, nicht besonders gedrängte, goldgelbe Grana in farblosem Stroma enthalten. Die untere Epidermis führt ebenfalls kleine Chromoplasten, die obere hingegen Leukoplasten. Stärke fehlt oder ist nur sehr spärlich vorhanden. Im Schwammparenchym ist die Gelbfärbung oft bedeutend ausgedehnter als im Palissadenparenchym. An den Rändern des Fleckes findet ein allmählicher Übergang durch Intermediärplastiden zu den reinen Chloroplasten des nicht beeinflußten Blattgewebes statt.

Dieser Fall bildet gewissermaßen eine Parallele zu der früher besprochenen Chromoplastenbildung unter dem Einfluß des Mykorrhiza-Pilzes in den Luftwurzeln gewisser Orchideen.

XXXVIII. Asclepiadaceae.

96) *Dischidia albida* (Buitenzorg. Garten, teils kultiviert, teils quasi spontan). Die dimorphen, fleischigen Blätter sind teils grauweiß, teils ganz blaß grünlich, mit wenigen kleinen, blassen Chloroplasten. Die langen, 3—4 mm dicken Internodien sind je nach dem Individuum entweder grauweiß, oder weißlichgelb, und zwar, wenn sie allseitig frei sind, ringsum gleichmäßig gefärbt, wenn sie aber der Rinde angepreßt oder umeinander gewunden sind, so ist die Lichtseite gelb, die Schattenseite bleichgrünlich.

Die gelben Internodien enthalten in allen parenchymatischen Zellen, von der subepidermalen Schicht bis zur Markperipherie, relativ große, mehr oder weniger zahlreiche, intensiv gelbe Chromoplasten. Sie führen sämtlich Stärke, meist je mehrere Körner, welche größer sind als der zwischen ihnen eingekeilte Chromoplast; ist nur ein Korn vorhanden, so sitzt der Chromoplast in der üblichen Weise in Form einer Kappe dem einen Ende des Korns auf. Die Grana sind ziemlich grobe, goldgelbe Tropfen, meist sehr dicht gelagert und dann schwer zu unterscheiden; wo aber der Chromoplast eine relativ dünne Kappe auf einem Stärkekorn bildet, sind die einzelnen Grana gut sichtbar und das Stroma zwischen ihnen erweist sich als vollkommen farblos. An der Schattenseite (wo eine solche vorhanden) sind die Plastiden spärlicher, in der peripherischen Rinde grünlichgelb oder bleichgrün, in der inneren Rinde aber auch hier rein gelb.

In Anbetracht der spärlichen Beblätterung und der außerordentlichen Chlorophyll-Armut der Pflanze drängt sich die Frage auf, ob die gelben Internodien, welche die am intensivsten gefärbten Teile der Pflanze sind, an der Kohlensäure-Assimilation nicht Anteil nehmen und ob die in den Chromoplasten befindlichen Stärkekörner nicht vielleicht ihr eigenes Assimilationsprodukt sind.

97) *Dischidia Rafflesiana.* Die Internodien, die Laubblätter und die Kannen sind bald grün, bald auf der Lichtseite blaß bis intensiv gelb. Untersucht wurden zwei von einer der „Tausend Inseln" bei Batavia mitgebrachte Kannen, welche auf der Lichtseite intensiv gelb, auf der Schattenseite blaßgrün waren. (Das bezieht sich indeß nur auf die Außenfläche; die Innenfläche ist, wie immer, dunkelpurpurn, welche Färbung von dunkelrotem Zellsaft in mehreren subepidermalen Zellschichten herrührt).

An der Lichtseite folgen auf die farblose Epidermis mehrere chromoplastenführende Zellschichten. Die Chromoplasten sind rundlich, zirka 5 μ im Durchmesser, meist mit kleinen Stärkekörnern; in den äußeren Schichten sind sie zahlreich, sattgelb, mit vielen kleinen Granis, in den mehr nach innen gelegenen Schichten spärlicher, blasser gefärbt, mit wenigen aber größeren Granis; zuweilen enthalten sie hier ein großes und mehrere kleine Grana, oder gar nur ein einziges Granum, welches den riesenhaften Durchmesser von $2^1/_2$ μ erreichen kann. Das Stroma ist farblos. Nach innen von dem chromoplastenführenden Gewebe folgt eine makroskopisch farblose mittlere Region, deren Zellen blasse Chloroplasten führen; diese enthalten Tröpfchen, welche sich von den Granis der Chromoplasten nur durch ihre Farblosigkeit unterscheiden.

An der Schattenseite führen auch die peripherischen Schichten blasse Chloroplasten. Das grünliche Gewebe enthält aber zerstreute, intensiv gelbe Flecke, welche, wie sich bei näherer Untersuchung zeigt, ausnahmslos unter den Spaltöffnungen liegen. Alle direkt an die Atemhöhlen grenzenden Zellen (mit Ausnahme der Epidermiszellen) enthalten tiefgelbe Chromoplasten; diese haben ein farbloses Stroma und in den äußeren Zellen viele kleine, in den inneren ein bis wenige größere Grana, ganz wie in den entsprechenden Zellschichten der Lichtseite. Die benachbarten Zellen führen Intermediärplastiden mit grünlichem Stroma und blaßgelben Granis und vermitteln so den Übergang zu den reinen Chloroplasten des übrigen Gewebes, welche auch hier farblose Grana enthalten.

Da an der Lichtseite das ganze peripherische Gewebe Chromoplasten führt, so kann hier die Umgebung der Stomata sich nicht so auffallend abheben wie an der Schattenseite. Sieht man aber näher zu, so zeigt sich, daß auch hier die Chromoplasten der an die Atemhöhlen grenzenden Zellen sich durch deutlich intensivere Färbung auszeichnen. — Dagegen sei hervorgehoben, daß an der Innenfläche der Kannen die hier ebenfalls vorhandenen Stomata durchaus keine Chromoplastenbildung in ihrer Umgebung veranlassen.

98) *Dischidia Gaudichaudii* Dcne = *D. nummularia* Bl. (in Tjilatjap an der Südküste Javas auf Alleebäumen gefunden). Ein zartes Pflänzchen mit weniger als 1 mm dickem, auf der Baumrinde hinkriechendem Stengel, aus den Knoten entspringenden feinen Haftwurzeln und kleinen, dick linsenförmigen Blättern. Die Blätter sind blaßgrün, die Stengel und Wurzeln gelb, und zwar ohne Unterschied zwischen der belichteten Oberseite und der dem Substrat angepreßten Unterseite; ebenso bemerkte ich keinen Einfluß des sonnigen oder beschatteten Standortes auf die Färbung.

Im Stengel finden sich in allen parenchymatischen Geweben, mit alleiniger Ausnahme der Epidermis, Chromoplasten von gelber, bei tiefer gefärbten Exemplaren von oranger Farbe; besonders zahlreich und am größten sind sie in den mittleren Rindenschichten. Die ziemlich groben, sehr dicht gedrängten Grana lassen nur selten das farblose Stroma erkennen. Meist führen die Chromoplasten reichlich Stärke.

Unter jeder Spaltöffnung befindet sich ein grüner Fleck. Es sind die den Atemhöhlen angrenzenden Zellen, welche reine Chloroplasten mit farblosen, den Granis entsprechenden Tröpfchen führen. Den Übergang zu den Chromoplasten des übrigen Gewebes bilden in den benachbarten Zellen blaßgrüne Plastiden mit hellgelben Granis. — Hier findet sich also ein ebenso scharf ausgeprägter Einfluß der Atemhöhlen auf die Beschaffenheit der Plastiden, wie an der Schattenseite der Kannen von *Dischidia Rafflesiana*; merkwürdigerweise ist aber der Sinn dieses Einflusses in beiden Fällen ein gerade entgegengesetzter.

In der Wurzel verhält sich alles ebenso wie im Stengel, nur daß Chloroplasten hier gänzlich fehlen.

99) *Hoya lacunosa* Bl. (in und bei Buitenzorg auf Baumstämmen epiphytisch wachsend), eine zarte, kleinblättrige Spezies, bemerkenswert durch die mehr oder weniger rote Farbe der in Humusansamm-

lungen verborgenen, also völlig verdunkelten Wurzeln. Unter ihrer früh absterbenden Epidermis liegt, wie gewöhnlich bei Wurzeln, eine Exodermis mit verkorkter Membran, in welcher sich zahlreiche kleine, unverkorkte Durchlaßzellen von im Tangentalschnitt zweischneidiger oder gerundet dreieckiger Form befinden, — ein für eine Bodenwurzel ohne Velamen ganz ungewöhnlicher Fall.

A) Von einem Exemplar, dessen Wurzeln intensiv rot (etwa zwischen mennig- und ziegelrot) gefärbt waren, wurden zwei Wurzeln genauer untersucht, eine ältere und eine jüngere, bei der noch kein Holzkörper gebildet, die Epidermis aber schon abgestoßen war. Das ganze Rindengewebe, die Exodermis und die Steinzellen nicht ausgenommen, führt rote Chromoplasten, die in der subexodermalen Zellschicht und in den Durchlaßzellen am zahlreichsten sind und in den letzteren die größten Dimensionen erreichen. In der inneren Rinde führen die Chromoplasten viel Stärke, nur diejenigen der Steinzellen sind frei von ihr. Die ziemlich groben, meist dicht gedrängten Grana, bei mittlerer Vergrößerung blutrot, bei Ölimmersion orangerot erscheinend, machen bei starker Vergrößerung den Eindruck von Hohlkügelchen; ob sie wirklich hohl sind, ist bei so kleinen Objekten schwer zu entscheiden, jedenfalls aber müssen sie wenigstens ein stärker lichtbrechendes Häutchen an der Oberfläche haben. Ein Stroma konnte ich an den Chromoplasten nicht erkennen, auch bei Anwendung von Jodjodkali erhielt ich nur ausnahmsweise Andeutungen davon; es ist nicht unmöglich, daß die Chromoplasten, namentlich die der Untersuchung am leichtesten zugänglichen in der Exodermis, bereits abgestorben und ihr Stroma zerfallen ist, es wäre dann aber schwer verständlich, daß die Grana ihren Zusammenhang bewahren. Die Karotinreaktion ergibt ein von dem gewöhnlichen etwas abweichendes Resultat: sie tritt nur langsam ein, die Grana färben sich nicht schön blau, sondern schwarz (ich konnte mich allerdings in günstigen Fällen überzeugen, daß es eigentlich ein sehr dunkles, trübes Blau ist), und bleiben in der Schwefelsäure lange unverändert unter Beibehaltung ihres hohlkugeligen Aussehens.

B) Bei einem zweiten Exemplar waren die Wurzeln viel heller, nur rötlich gefärbt, die jungen, noch wachsenden Wurzeln fast farblos. Eine solche junge, stellenweise noch mit Haaren bedeckte Wurzel wurde untersucht. Sie verhielt sich ganz wie unter *A*), nur waren die Chromoplasten viel kleiner, die Grana ganz win-

zig; Details über die Struktur beider konnten daher nicht festgestellt werden. Das Ergebnis der Karotinreaktion war das gleiche wie oben.

C) Bei einem dritten Exemplar wuchsen die Wurzeln vorwiegend offen, nicht von Humus bedeckt, auf der Baumrinde hin, und waren nicht rot, sondern gelblich; aber wo sie unter Borkenlamellen eindrangen und so sich dem Licht entzogen, waren sie deutlich rötlich gefärbt, so daß also die Rotfärbung bei diesem Objekt geradezu an Lichtmangel gebunden zu sein scheint. Mikroskopisch habe ich die Wurzeln hier nicht untersucht.

100) *Hoya obovata* (Buitenzorg, Lianenquartier), eine kräftige, großblättrige Spezies, ist die einzige unter den zahlreichen im Garten kultivierten Arten, bei welcher ich einen schwachen Anklang an das Verhalten von Nr. 99 fand. Die langen, oberflächlich kriechenden Haftwurzeln enthalten in der Exodermis, besonders reichlich in den Durchlaßzellen (die hier viel weniger charakteristisch ausgebildet sind als bei voriger Art) tief orange Chromoplasten mit wenigen, relativ großen Granis. Nur stellenweise (an der Lichtseite?) führen auch die Chloroplasten der peripherischen Rindenschichten spärliche gelbe Grana, sonst enthält die Rinde reine Chloroplasten [1]).

(Convolvulaceae).

Schimper (8, S. 57) führt unter den Parasiten, bei denen Chromoplasten beobachtet worden sein sollen, neben *Cassytha* auch *Cuscuta* auf; das ist aber vielleicht ein Lapsus, denn mir sind in der Literatur solche Angaben nicht bekannt geworden, und die bei *Cuscuta*-Arten vorkommende Rotfärbung des Stengels rührt, soviel ich weiß, von rotem Zellsaft her. Doch gibt Boewig (2) an, daß bei *Cuscuta Gronovii* dieselbe Gelbfärbung vorkommen soll, wie bei *Cassytha filiformis*, und es wäre möglich, daß diese durch Chromoplasten verursacht wird.

XXXIX. Verbenaceae.

101) *Citharexylon cinereum* (Buitenzorg und Peradeniya, Garten). Der basale Teil des Blattstiels, etwa 6 mm lang, ist hellrot gefärbt;

[1]) *Hoya bandaensis* hat gelbgefärbte Internodien; Ursache: gelbe Öltropfen in den inneren Schichten des Periderms.

basalwärts ist die rote Farbe ganz plötzlich gegen das Grün des Blattkissens abgesetzt, apikalwärts findet ein unmerklicher Übergang in den fast farblosen Oberteil des Stieles statt. Die Färbung reicht an der abwärts gerichteten Seite etwas höher hinauf, ist aber an der Oberseite intensiver.

An der Oberseite enthalten die äußeren, etwas kollenchymatisch ausgebildeten Rindenschichten kleine Chromoplasten von ziegelroter Farbe, ebenso die Epidermis, in welcher die Chromoplasten ausnahmsweise nicht kleiner sind als in der subepidermalen Schicht. Sie führen sehr kleine, dicht gedrängte und schwer unterscheidbare orangerote Grana; das Stroma scheint blaß grünlich zu sein. In der inneren Rinde sind die Plastiden weniger zahlreich, bräunlich gefärbt, mit deutlich grünem Stroma und vorwiegend peripherisch angeordneten Granis; in der Stärkescheide sind sie wieder reiner rot. Das Holzparenchym enthält reine Chloroplasten, das kleine Mark intermediäre Plastiden. — An der Unterseite und den Flanken führt die Epidermis keine Chromoplasten, sondern Leukoplasten, die subepidermale Schicht Intermediärplastiden, und in den folgenden Schichten sind die Chromoplasten weniger zahlreich als an der Oberseite.

Im wesentlichen ebenso verhalten sich die zwei weiteren in Buitenzorg kultivierten *Citharexylon*-Arten, *C. quadrangulare* und *C. subserratum*.

XL. Bignoniaceae.

102) *Unbenannte Bignoniaceen-Liane mit unpaarig gefiederten rankenlosen Blättern (Buitenzorg, Garten, Abt. XV G Nr. 48). Die etwas gelenkartig verdickte Basis des Blattstiels, die kurzen Blättchenstiele, die etwas verdickten Querzonen der Rhachis an deren Ansatzstellen, sowie der Basalteil des Mittelnervs der Blättchen sind leuchtend orangerot mit etwas bräunlichem Ton.

a) Im Gelenk und den Blättchenstielen führen die Epidermis und die paar äußeren Rindenschichten zahlreiche kleine, linsenförmige, rote Chromoplasten; die meisten sind entweder biskuitförmig eingeschnürt oder paarweise genähert, sie befinden sich also offenbar noch in ziemlich lebhafter Teilung, trotzdem das Blatt bereits ausgewachsen ist. In den geräumigen Zellen der Epidermis sind die Chromoplasten ebenso groß und zahlreich wie in den Zel-

len der Rinde. Die Chromoplasten sind dicht- und fein-granulös, ihr Stroma scheint farblos zu sein. Nach innen zu erfolgt ein allmählicher Übergang in blasse Intermediärplastiden mit grünlichem Stroma und wenigen blasser gefärbten Granis.

b) Der gemeinsame Blattstiel ist blaßgrün, nur an der Unterseite ganz leicht bräunlich angelaufen. Dennoch enthält auch hier die Epidermis und die dünne, kollenchymartige Außenrinde schön rote Chromoplasten, deren Grana weniger zahlreich als in den Gelenken und daher besser zu sehen sind. Der Übergang zu den großen, reinen Chloroplasten der inneren Rinde, welche die Farbe des Organs bestimmen, ist plötzlich. – Die Rhachis zwischen den Fiederpaaren ist stärker grün, mit schmalem, tiefgrünem Flügel. Auch hier finden sich noch Chromoplasten, aber viel weniger, an der Unterseite fehlen sie ganz; am zahlreichsten sind sie in der Mittelrinne der Oberseite und an den Rändern der Flügel.

XLI. Cucurbitaceae.

103) **Trichosanthes pubera* (Buitenzorg, Garten). Der Blattstiel und die Unterseite der stark vortretenden Hauptrippen der Lamina sind bräunlichgelb

Reine Chromoplasten finden sich in den 1—2 subepidermalen Parenchymschichten, dem anschließenden mehrschichtigen Kollenchym und wohl noch in einigen folgenden Schichten des Rindenparenchyms; ihre ziemlich kleinen, gelbbraunen, stark glänzenden Grana sind in der peripherischen Zone dicht gedrängt und lassen ein farbloses Zentrum frei. In den inneren Gewebeschichten ist das Stroma der Plastiden mehr oder weniger grün und die Grana weniger zahlreich. Die Epidermis enthält teils Leukoplasten, teils Chromoplasten von gleicher Größe (d. i. kleiner als in den anderen Zellschichten) mit ebenfalls peripherisch angeordneten, tief gefärbten Granis, teils endlich Intermediärgebilde zwischen beiden mit ganz blaß gefärbten Granis; die verschiedenen Arten von Plastiden finden sich bald streckenweise allein, bald durcheinander, anscheinend ohne bestimmte Regel.

Der Kollenchymring ist stellenweise durch kurze, schmale Streifen parenchymatischen Gewebes unterbrochen, welche bis zur Epidermis reichen; nur hier befinden sich die Stomata. Diese Streifen erscheinen schon äußerlich grün, sie führen Intermediärplastiden

mit ausgesprochen grünem Stroma und relativ spärlichen Granis, ebenso wie das innere Parenchym, an welches sie anschließen. Es besteht hier also wieder eine Beeinflussung der Plastiden durch die Nähe der Spaltöffnungen.

Die Stiele der noch wachsenden Blätter sind grün. Diejenigen der abweichend gestalteten Jugendblätter (an den jungen Trieben) bleiben auch im erwachsenen Zustande grün.

104) **Alsomitra sarcophylla* (Buitenzorg, Garten, im Lianenquartier). An den dreizähligen, fleischigen Blättern der Klettersprosse (nicht an denen der niederliegenden Sprosse, wo die Blätter etwas anders gestaltet sind) ist der kurze, dicke, etwas durchscheinende gemeinsame Blattstiel und die ebensolchen Blättchenstiele mehr oder weniger gelb oder wenigstens gelblich gefärbt; an Durchschnitten erscheint die Färbung stärker, bis intensiv gelb, äußerlich wird sie durch einen Wachsüberzug geschwächt. Die Stengel sind bald grün, bald ebenfalls gelblich bis ausgesprochen gelb, wenn auch nicht so stark wie der Blattstiel.

a) Im Blatt- und Blättchenstiel finden sich in der Epidermis und in 1—2 subepidermalen Schichten Leukoplasten mit farblosen Granis, in weiteren 2—3 Zellschichten intermediäre Plastiden mit farblosem Stroma und blaßgelben Granis. Erst das mittlere und innere Gewebe enthält richtige Chromoplasten mit ebenfalls farblosem Stroma und intensiv bräunlichorangen Granis. Die etwas stärkehaltigen Chromoplasten sind kugelig; die mittelgroßen bis ziemlich groben Grana bilden meist eine dichte Schicht an ihrer Peripherie. Auch in den Sklerenchymbelegen der Leitstränge und im engzelligen Strangparenchym finden sich kleine Chromoplasten mit entsprechend kleineren Granis und vielleicht schwach grünlichem Stroma.

b) Die Internodien eines dünnen beblätterten Zweiges, welcher in seiner ganzen Länge recht stark gelb gefärbt ist, enthalten Chromoplasten in ihrer ganzen Masse mit Ausnahme der Epidermis. Am größten werden sie in den äußeren Rindenschichten unter den subepidermalen Kollenchymplatten; im Kollenchym und im Sklerenchym sind sie bedeutend kleiner. Alle Chromoplasten führen Stärke; wo dieselbe reichlicher vorhanden ist, wie im Markgewebe, sieht man die gelben Grana auf und zwischen den Stärkekörnern. Von Chlorophyll ist nirgends etwas zu sehen.

Bei dem hochkletternden Exemplar in der *Canarium*-Allee, wel-

ches zu derselben Spezies gehören soll, sind sowohl die Stengel wie die Blattstiele sämtlich grün.

XLI. Compositae.

105) *Olearia nummularifolia* (Kew, temperiertes Gewächshaus. Stammt aus Neu-Seeland). Die blättertragenden Zweige und die kurzen, verdickten Blattkissen sind gelb. In beiden Organen führt das peripherische Gewebe kleine, intensiv gelbe Chromoplasten, welche dicht granulös scheinen (nicht eingehender untersucht). Am zahlreichsten sind sie in der Epidermis, nach innen nehmen sie an Zahl ab und gehen in der inneren Rinde in Chloroplasten über.

ZUSAMMENFASSUNG DER HAUPTERGEBNISSE.

Chromoplasten in vegetativen Organen sind in den wärmeren Ländern ziemlich verbreitet: sie wurden bei zahlreichen Pflanzen gefunden, welche 42 Familien aus allen Klassen der Gefäßpflanzen angehören (darunter sind nur 4 chlorophyllfreie Saprophyten). Ihre Verbreitung im System ist sporadisch, ihre Anwesenheit oft nicht konstant. Sie finden sich bald nur an eng begrenzten Stellen, bald umfassen sie verschiedene Organe; sie können sich in der ganzen Masse der Organe und in sämtlichen lebenden Geweben finden. Oft erteilen sie bestimmten Organe lebhafte Färbungen; doch können solche Färbungen, abgesehen von rotem Zellsaft, auch von anderen Ursachen, insbesondere von gefärbten Membranen herrühren.

Der Farbstoff (gelb, orange, rot oder braun) ist in Form distinkter „Grana“ in dem Stroma verteilt, vermutlich in Tröpfchen einer ölartigen Substanz gelöst, welche auch in anderen Plastiden in farblosem Zustand vorkommen können; nadelförmige Pigmentkriställchen wurden nur einmal (bei einer saprophytischen Orchidee) beobachtet. Das plasmatische Stroma ist oft ganz farblos, oft aber auch ganz blaß grünlich.

Durch „Intermediärplastiden“ mit farbigen Granis und zugleich deutlich grünem Stroma sind die typischen Chromoplasten mit typhischen Chloroplasten verbunden. Da auch Übergänge zwischen Chromoplasten und Leukoplasten sowie zwischen Leukoplasten und Chloroplasten vorkommen, so bilden alle Plastiden eine ununterbrochene Reihe, in welcher die typischen Chloro-, Leuko- und Chromoplasten nur die extremen Endglieder darstellen.

Die Chromoplasten entstehen oft im Laufe der Entwicklung oder erst nach dem Auswachsen der Organe aus Chloroplasten oder Leukoplasten; häufig aber finden sich Chromoplasten oder ihnen genäherte Intermediärplastiden schon in jungen Entwicklungsstadien und wandeln sich später in Chloroplasten oder (selten) in Leukoplasten um.

Aus den letzteren zwei Absätzen ergibt sich, daß die Chromoplasten keine Sonderstellung unter den Plastiden einnehmen, sondern den Chloroplasten und Leukoplasten morphologisch gleichwertig sind.

Durch die Reaktion mit konzentrierter Schwefelsäure (welche sich auch mikroskopisch an lebenden Plastiden vorzüglich ausführen läßt) und durch die bei einigen ausgewählten Objekten ausgeführte Extraktion mit Petroläther wurde nachgewiesen, daß die Chromoplasten Karotin enthalten; neben diesem findet sich noch ein zweiter gelber Farbstoff, und spektroskopisch ließen sich Spuren von Chlorophyll auch da feststellen, wo dasselbe mikroskopisch nicht nachgewiesen werden konnte.

Chloroplasten und Chromoplasten enthalten somit die gleichen Farbstoffe, nur in quantitativ verschiedenen Verhältnissen. Während aber das Karotin an distinkte „Grana" gebunden ist, erscheint das Chlorophyll homogen im Stroma verteilt, was jedoch nur eine Folge der ungleichen physikalischen Eigenschaften der beiden Farbstoffe ist und nicht eine Differenz der feineren Struktur der Chromoplasten und Chloroplasten involviert.

Die Ausbildung von Chromoplasten ist häufig vom Licht bedingt, indem sie an beschatteten Stellen durch Chloroplasten oder Leukoplasten vertreten sind; oft ist aber das Auftreten der Chromoplasten vom Licht unabhängig, und sie können sogar in ganz verdunkelten Organen vorkommen. In einigen Fällen wird Chromoplastenbildung durch pathologische Eingriffe veranlaßt, z. B. durch eine Schildlaus, und in den Luftwurzeln einiger Orchideen durch den Mykorrhiza-Pilz. Bei einigen Pflanzen ist die Chromoplastenbildung an Drüsen (Nektarien, Hydathoden) und deren Umgebung gebunden. Mehrfach wurde eine eigentümliche Bevorzugung der Chromoplastenbildung in der Umgebung der Spaltöffnungen resp. Atemhöhlen beobachtet, doch können diese auch einen gerade umgekehrten Einfluß haben.

Zitierte Literatur.

1. Baker, Handbook of the Fern-Allies. 1887.

2. Boewig, The histology and development of *Cassytha filiformis* L. (Contributions from the Botanical Laboratory of the University of Pennsylvania, II, S. 399 ff. 1904).

3. Gentner, Über den Blauglanz auf Blättern und Früchten. (Flora, Bd. 99, 1909). Speziell S. 348—350.

4. Haberlandt, G., Die Chlorophyllkörner der Selaginellen. (Flora, 1888, S. 291 ff.).

5. Hieronymus, *Selaginellaceae*, in Engler u. Prantl's Natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. I, Abt. 4, 1900.

6. Johow, Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. (Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. 16, 1885).

7. Molisch, Über vorübergehende Rotfärbung der Chlorophyllkörner in Laubblättern. (Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1902, S. 442 ff.).

8. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. (Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. 16, 1885).

9. Tammes, Über die Verbreitung des Karotins im Pflanzreich. (Flora, Bd. 87, 1900). Speziell S. 214.

10. Tswett, Physikalisch-chemische Studien über das Chlorophyll. Die Adsorptionen. (Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1906, S. 316 ff., speziell S. 318, 319).

11. Tswett, Über den makro- und mikrochemischen Nachweis des Karotins. (Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, 1911, S. 630 ff.).

12. Winkler, Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren. (Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. 32, 1898). Speziell S. 550 ff.

Inhalt.

O zakończeniach nerwowych w brodawkach godowych samicy i w puszce samca żaby (Rana temporaria). — Recherches sur l'innervation des proéminences tactiles génitales de la femelle et de l'appareil fixateur du mâle de Rana temporaria.

Note

de M[lle] *R. HULANICKA*,

présentée par M. H. Hoyer m. c. dans la séance du 1 Avril 1912.

(Planche X).

Vers la fin du mois de mars, on observe chez la femelle de la grenouille l'apparition de proéminences qui persistent jusqu'à la ponte des oeufs, mais qui disparaissent dès que la ponte et la fécondation des oeufs sont terminées. Ces organes (Brunstwarzen des auteurs allemands) sont disséminés dans des régions définies de la peau: sur les côtés, sur toute la région lombaire du dos, sur les cuisses et les pattes; ils manquent totalement dans la partie ventraie du corps.

Leydig, Ecker et Huber ont signalé depuis longtemps leur apparition chez ces animaux à l'époque de l'accouplement. M. Huber a étudié spécialement ces organes et il les identifie aux proéminences tactiles (Tastflecke de Merkel) au point de vue morphologique. Il se fonde sur l'existence de cellules ganglionnaires qu'il aurait trouvées dans le tissu conjonctif de la proéminence tactile génitale. M. Huber dit n'avoir jamais trouvé de pigment rouge dans le tissu conjonctif de cet organe, mais il y constate la présence de nombreuses cellules.

En examinant nos préparations fixées au moyen des liquides de Flemming et de Zenker et colorées à l'hématoxyline Gagé et à la safranine, nous avons pu constater que les proéminences tactiles génitales, au lieu d'être identiques aux proéminences tactiles (fig. 1) d'après l'opinion de M. Huber, sont bien ces organes

mêmes modifiés en proéminences tactiles génitales. A l'appui de notre opinion, nous citerons plusieurs stades intermédiaires de modification que subissent ces organes à l'époque de l'accouplement de ces animaux et que nous reproduisons dans les figures 1—5 de ce travail. M. Huber affirme que le tissu épithélial de ces organes reste pareil à celui des autres régions de la peau. Contrairement à cette opinion, nous avons pu constater que la modification atteint d'abord l'épiderme qui s'épaissit par la prolifération des cellules de la couche de Malpighi, en formant une espèce de bouchon teinte de jaune clair tirant sur le rose. Ensuite s'accroît le tissu



Fig. 1.

conjonctif lequel, en s'évaginant, soulève l'épiderme et déplace les cellules tactiles qui s'y trouvent. Ces modifications sont à peine visibles à leur début ainsi qu'on peut le voir dans la fig. 2; elles s'accentuent ensuite de plus en plus (fig. 3) et finalement elles modifient les proéminences tactiles génitales qui affectent alors leur aspect si particulier (fig. 5). L'épithélium reprend son épaisseur normale, pareille à celle des autres régions de la peau, mais le tissu conjonctif ayant considérablement augmenté de volume, a non seulement distendu l'épiderme, mais a agrandi aussi la proéminence tactile, a disloqué les cellules tactiles et a déplacé le pigment noir en le rehaussant. Le pigment rouge s'y trouve quelquefois en telle quantité qu'il masque complètement les cellules tactiles.

Après un examen minutieux de nos préparations faites par la méthode de l'injection vitale du bleu de méthylène, nous avons

pu nous convaincre que la modification atteint non seulement la structure histologique des proéminences tactiles mais aussi leur innervation. Dans ces organes à leur état normal, les fibres des faisceaux nerveux, après avoir dépassé le demi-cercle formé par le pigment, se divisent et se subdivisent en formant une arborisation qui couvre de ses branches la surface du demi-cercle. Elles se mettent en connexion avec les cellules tactiles à l'aide de leurs varicosités, ensuite elles donnent de petites branches qui pénètrent



Fig. 2.

dans l'épiderme des parties periphériques de cet organe où elles se terminent par des renflements en boutons ainsi que nous l'avons décrit ailleurs (3). Dans les proéminences tactiles modifiées en proéminences tactiles génitales, les fibres nerveuses cheminent directement vers les couches épithéliales en ne donnant pendant leur trajet que de petits filaments variqueux qui se mettent en connexion avec les cellules tactiles déplacées et éloignées les unes des autres. Les fibres nerveuses, après avoir pénétré dans la couche épithéliale, donnent des filaments couverts de varicosités qui se terminent dans les assises épithéliales profondes par des renflements en boutons. La divergence qui existe entre l'opinion que nous venons d'énoncer et celle émise par M. Huber provient de ce que ce savant n'ayant pas trouvé dans ses préparations de stades intermédiaires de la modification des proéminences tactiles en proéminences tactiles gé-

nitales, les considère comme des organes identiques à ces dernières; tandis qu'ayant examiné ces stades, nous pouvons affirmer qu'elles ne présentent que des proéminences tactiles modifiées en proéminences tactiles génitales. Nous ajoutons encore une observation qui peut servir à l'appui de l'opinion que nous venons d'émettre. Les organes dont il s'agit se trouvent dans les mêmes régions du corps de l'animal que les proéminences tactiles; à l'époque de



Fig. 3.

l'accouplement elles disparaissent, du moins nous n'avons pu les retrouver dans nos préparations, malgré des recherches bien minutieuses.

L'appareil fixateur du mâle se trouve sur le quatrième doigt des pattes supérieures. Il augmente considérablement de volume à l'époque de l'accouplement car il sert au mâle à se fixer à la femelle lors de la fécondation.

Leydig a signalé la présence de cellules tactiles dans les papilles de l'appareil fixateur, mais Merkel affirme qu'elles n'y existent pas. Eberth et Bunge émettent la même opinion que Merkel; mais ils décrivent deux espèces de terminaisons nerveuses: les unes proviennent d'un plexus nerveux sous-épidermique superficiel, les autres prennent naissance dans les cellules nerveuses terminales (Endzellen) et suivent le même trajet que les premières.

Nos recherches ont porté sur le matériel provenant de deux époques: celle de la croissance de l'appareil fixateur et celle de la décroissance de ce dernier. A l'aide de préparations provenant de la première époque, fixées et colorées d'après les mêmes méthodes que les proéminences tactiles génitales, nous avons pu constater un épaississement très prononcé de l'épiderme, l'augmentation des expansions rugueuses de l'appareil et leur kératinisation bien plus accentuée qu'à l'état normal; nous avons constaté ensuite l'ondulation très accusée de la surface des papilles. On trouve des cellules dans les papilles; contrairement à l'opinion de Leydig qui

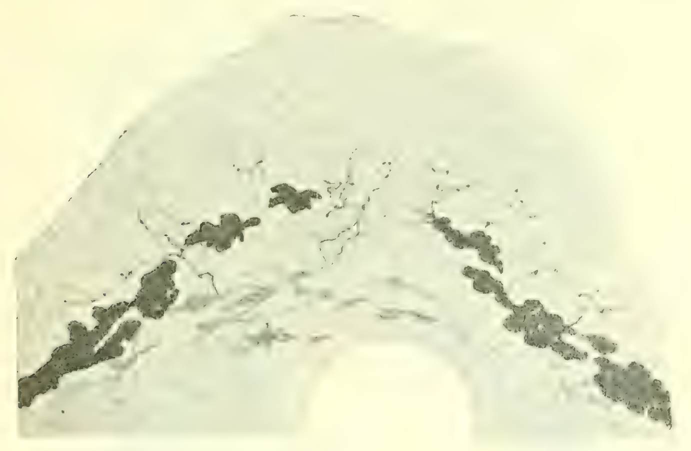


Fig. 4.

les considère comme cellules tactiles, ces cellules ne sont que celles du tissu conjonctif. Elles ne s'en distinguent nullement et elles ne présentent aucune relation avec les fibres nerveuses. L'épaississement de l'épiderme de l'appareil fixateur provient aussi de la prolifération des cellules de la couche de Malpighi; on y trouve des cellules en état de division caryokinétique. Dans les préparations provenant de l'appareil fixateur des exemplaires d'hiver, l'épiderme est mince; il ne diffère des autres régions de la peau que par l'ondulation de la couche cornée, vestige des expansions rugueuses et celle de la membrane basilaire qui est bien peu prononcée. C'est en ceci que consiste la différence entre les appareils fixateurs provenant de ces deux époques. Pour ce qui concerne l'innervation de ces organes, nous avons pu constater, d'après nos préparations

colorées au bleu de méthylène, que leur épiderme est innervé par deux espèces de fibres nerveuses, mais leur origine est bien différente de celle décrite par Eberth et Bunge. La première espèce de fibres nerveuses, au lieu de provenir d'un plexus nerveux sous-épidermique ainsi que l'affirme Bunge, provient d'un faisceau nerveux qui chemine horizontalement dans les couches profondes du derme et pénètre directement dans l'épiderme où il donne des filaments peu variqueux qui suivent leur marche ascendante jusqu'à



Fig. 5.

la couche cornée des expansions rugueuses. Elles traversent la papille sans prendre contact avec les cellules qui s'y trouvent (Pl. XI, fig. 1). L'autre espèce de terminaisons nerveuses provient d'une des fibres nerveuses du même faisceau nerveux et non de la cellule ganglionnaire de Bunge. Elle pénètre dans l'épithélium, mais après avoir dépassé l'assise des cellules cylindriques, elle se divise en deux branches lesquelles s'étalent en divergeant l'une de l'autre, cheminent parallèlement à la surface du tégument et émettent une quantité de filaments couverts de varicosités arrondies (Pl. XI, fig. 1). Les filaments se rapprochent et s'entrelacent en rampant entre la couche de cellules cylindriques et polygonales, suivant les ondula-

tions de cette région. Nous avons constaté la présence de cellules tactiles de Merkel dans l'épithélium de l'appareil fixateur; elles sont identiques aux cellules des autres régions de la peau de la grenouille. Excepté les terminaisons nerveuses dans l'épiderme que nous venons de décrire, nous avons trouvé dans le tissu conjonctif de l'appareil fixateur des corpuscules tactiles simples qui ressemblent aux corpuscules tactiles décrits par M. Krause. Ils sont formés d'une fibre axiale terminée par un renflement en bouton recouvert d'une mince capsule formée de tissu conjonctif. Un filament nerveux grêle qui provient de la fibre axiale, chemine à côté de cette dernière en l'entourant dans sa partie moyenne à l'aide de ses anses et de ses sinuosités; la fibre axiale donne ensuite encore une branche dans sa partie basale laquelle donne à son tour trois petits filaments terminés par des renflements ovoïdes (Pl. XI, fig. 2).

Nous signalerons encore deux nouvelles espèces de terminaisons nerveuses libres dans la peau de la cuisse de cet animal, terminaisons que nous n'avons pas décrites dans notre travail précédent sur la grenouille (3). La première est un faisceau de fibres nerveuses qui s'achemine en partant des couches profondes du derme. Aux trois quarts de son trajet, une des fibres nerveuses s'écarte des autres, puis elles s'infléchissent et se dirigent des deux côtés opposés, mais toujours parallèlement à la surface du tégument en émettant des filaments couverts de varicosités arrondies qui se divisent et se subdivisent en formant des grappes d'une grande élégance (Pl. XI, fig. 3).

La deuxième espèce provient également d'un faisceau de fibres nerveuses qui après avoir pénétré dans l'épithélium, monte en ligne droite vers les couches superficielles de ce dernier. Chaque filet nerveux, en s'écartant l'un de l'autre, s'y divise en plusieurs petits filaments couverts de grosses varicosités; elles ressemblent à des petites feuilles qui cheminent entre les cellules.

Ce travail a été fait au laboratoire d'Histologie et d'Embryologie dirigé par M. le professeur Szymonowicz.

Léopol, mars 1912.

Bibliographie.

1) Eberth u. Bunge. Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches. Wiesbaden 1892.

2) Huber. Über Brunstwarzen bei *Rana temporaria*. Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. 45. 1887.

3) Hulanicka R. Recherches sur les terminaisons nerveuses de la peau de *Rana esculenta*. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1909.

4) Leydig. Integument brunstiger Fische und Amphibien. Biol. Zentralbl., Bd. 12. 1876.

— Über allgemeine Bedeckung der Amphibien. Leipzig 1876.

5) Retzius G. Biologische Untersuchungen. N. F. Bd. IV, 1892.

Explication des figures.

Toutes les figures ont été dessinées à l'aide de l'appareil à dessiner de Leitz. Fig. 1 × 500 lin., fig. 2—5 × 215 lin.

Les figures 1—5 intercalées dans le texte représentent les stades de la modification des proéminences tactiles en proéminences tactiles génitales. Coupes faites dans la peau de la cuisse.

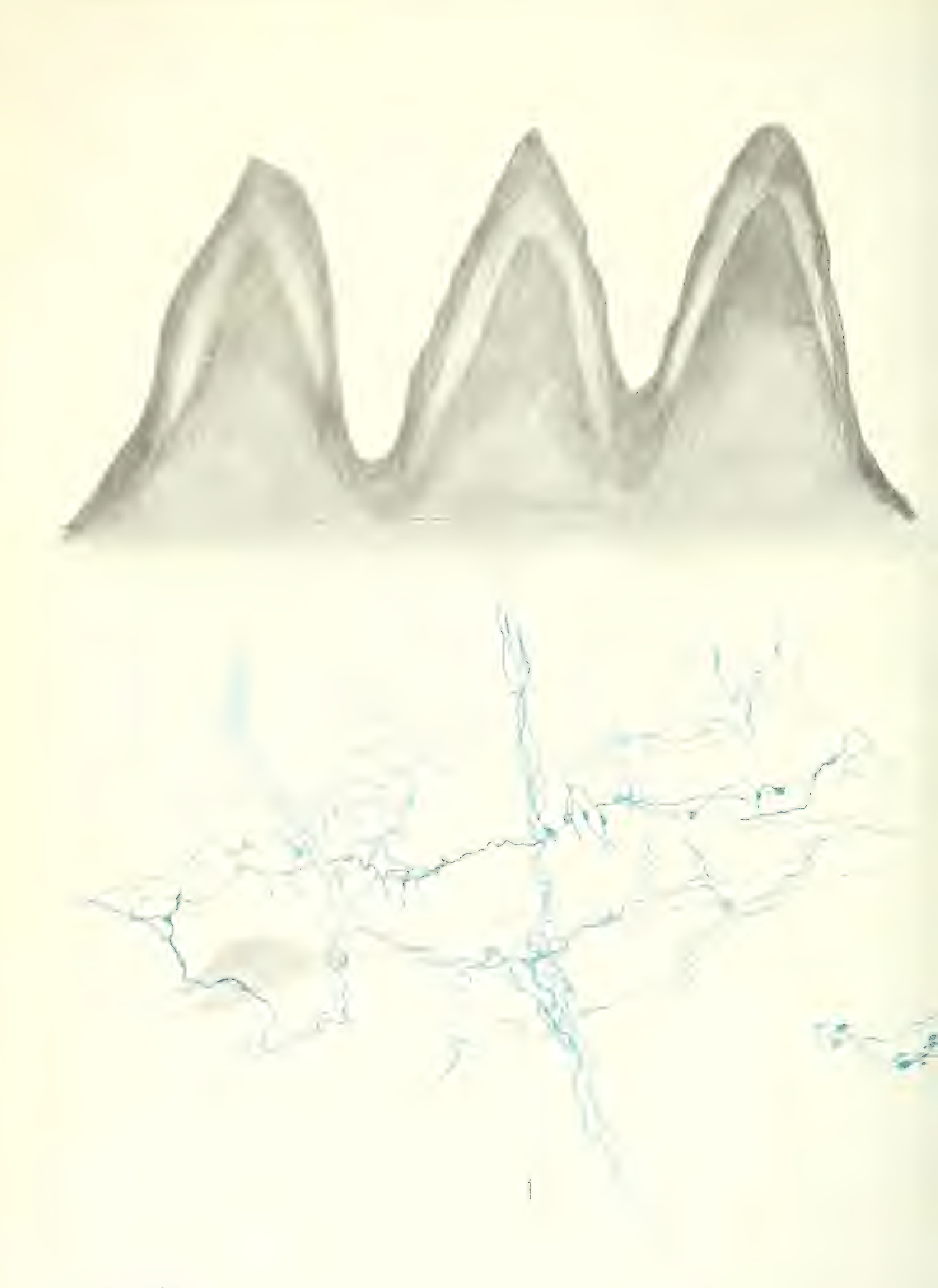
Planche X.

Fig. 1. Deux espèces de terminaisons nerveuses dans l'appareil fixateur du mâle, × 575 lin.

Fig. 2. Corpuscule tactile dans le derme de l'appareil fixateur, × 340 lin.

Fig. 3. Terminaisons nerveuses libres en grappes dans le derme de la peau, × 470 lin.

Fig. 4. Terminaisons nerveuses libres dans l'épithélium de la peau, × 685 lin.



R. Hulanicka.


2.
4.
3.

Krytyczny przegląd roślinności Galicyi. Część XXIV. — Revue critique de la flore de Galicie. XXIVe partie.

Note

de M. **HUGO ZAPAŁOWICZ** m. c.,

présentée dans la séance du 1 Avril 1912.

Parmi les espèces des genres *Turritis, Barbarea, Nasturtium* et *Roripa,* décrites dans cette partie, se trouvent les nouveautés suivantes:

Roripa cracoviensis m. Exempla pauca, 36—50 cm alta, unicaulia; caulis erectus teres superne subangulatus et ramosus, inferne lignescens durus, praecipue inferne aeque ac folia subtus pilis brevissimis hirtulo asperulus; folia firmula obovata lyrato profunde pinnatifida inferne angustata vel infima partim indivisa aut subfissa inaequaliter inciso dentata, lobi laterales approximati oblongi vel lanceolati inciso dentati vel subdentati, caulina exceptis infimis petiolatis basi profunde cordato auriculata sessilia, suprema oblongo cuneata inferne fissa, floralia lanceolato cuneata inciso dentata; sepala flava obtusa vel obtusiuscula ovalia fere aequalia 2·5 mm longa 1·2—1·3 mm lata; petala (exsiccata) flava 3 mm longa 1·3—1·5 mm lata obovato cuneata, antherae 1—1·2 mm longae; siliculae exacte globosae 1·5—2 mm longae, stylo 1—1·2 mm longo terminatae, in pedicellis crassiusculis 5—6 mm longis patentes, semina ovalia vel subrotunda punctata per partes minute alata 0·7—0·8 mm longa.

In vicinis Cracoviae: Pychowice „in collibus et ad vias“ cum annotatione „Nasturtium austriacum var.“ (Herbich); e loco non designato sub num. herb. 87/2407 (Berdau).

A R. armoracioidi (Tausch) Čelak. sc. Beck, quae in ditione florae nostrae nondum reperta est, imprimis siliculis globosis distincta. Nota ultima R. austriacae propior quam R. armoracioides. Nullo modo planta hybrida; de cetero R. austriaca in Galicia occidentali non provenit sc. nondum reperta est.

Roripa amphibia × *austriaca. R. podolica m.* Exemplum 90 cm altum, caulis basi non radicans erectus crassiusculus fistulosus costatus superne ramosus, in parte inferiore evidenter submersus foliis rudimentaribus squamiformibus lanceolatis vel lanceolato linearibus basi auriculatis instructus; folia superiora nitidula laevia subtenuia anguste oblonga ad 5·7 cm longa ad 1·3 cm lata remote denticulata inferne sensim angustiora basi cordato auriculata sessilia, folia floralia sensim et manifeste minora oblonga vel lanceolata denticulata; sepala flava 2·3—2·7 mm longa 1·3—1·5 mm lata fere aequalia ovalia obtusa; petala flava 3·5—4 mm longa 1·7—1·8 mm lata obovato cuneata, antherae 1 mm longae; siliculae parvae exacte globosae 1·5—2 mm longae, stylo 1—1·5 mm longo terminatae, in pedicellis tenuibus 9—12·5 mm longis patentes, semina ovalia vel subrotunda per partes minute alata punctata circ. 0·6—0·7 mm longa.

Niwra distr. Borszczów in Podolia galiciensi „locis udis" (Lenz).

Planta manifeste hybrida. Caule fistuloso inferne submerso, foliis oblongis et petalis maiusculis R. amphibiae, foliis vero auriculatis, floralibus brevibus, sepalis parvis et siliculis globosis R. austriacae respondens.

Ambo parentes proveniunt in Podolia galiciensi.

Nullo modo cum R. austriaca × amphibia Uechtr. (sub Nasturtio) confundenda.

Roripa amphibia × *subsilvestris. R. viaria m.* Exemplum absque parte basali. Caulis erectus 55 cm longus fere a basi ramosus hirtulus rubicundus inferne lignescens anguste fistulosus teres superne costatus; folia ambitu oblonga vel late oblonga pinnatifida basi profunde sagittato auriculata sessilia fere tenuia paulo nitida laevia inferiora subtus sparse hirtula, segmenta lateralia lanceolata vel lineari lanceolata approximata vel in foliis inferioribus remotiuscula paucidentata vel integra segmentum terminale inaequaliter inciso dentatum apice productum, folia floralia lanceolata fissa vel inciso dentata suprema lineari lanceolata longiuscula subdentata; sepala flava 2·7 mm longa 1·1—1·2 mm lata fere aequalia acutiuscula vel obtusiuscula plus minus elliptica; petala flava 3 mm longa 1·2—1·3 mm lata obovato cuneata, antherae 1·2 mm longae; siliculae breves ellipsoideae nondum maturae 2 mm longae, stylo 0·7—0·8 mm longo terminatae, in pedicellis tenuibus ad 12 mm longis patentes.

Krzeszowice „ad vias" cum R. silvestri (Jabłoński).

Caule superne costato (nec anguloso) foliis ambitu oblongis, cau-

linis sessilibus, floralibus angustis longiusculis, siliculis brevibus ellipsoideis, stylo longiusculo etc R. amphibiae respondens; caule hirtulo, foliis etiam superioribus pinnatifidis et floribus minoribus R. silvestri propior. Ab ambabus caule inferne tereti et foliis caulinis manifeste auriculatis diversa.

A R. amphibia × silvestri Wimm. (sub Nasturtio) valde diversa.

Roripa silvestris × amphibia. R. sodalis m. Exemplum absque parte basali. Caulis 37 cm longus erectus duriusculus hirtulus teres superne leviter costatus rubicundus superne ramosus; folia etiam floralia pinnatisecta inaequaliter inciso dentata paulo firma, inferiora petiolata media et superiora basi auriculata sessilia brevia, auriculis parvis, segmenta lateralia remotiuscula oblonga vel lanceolata, foliorum supremorum linearia integra; sepala flava obtusa ovalia fere aequalia 2·5 mm longa 1·1—1·3 mm lata; petala flava 3 mm longa 1·5 lata obovato cuneata, antherae 1·1 mm longae; siliculae breves ellipsoideae nondum maturae 2 mm longae, stylo 0·6—0·8 mm longo terminatae, in pedicellis ad 8 mm longis patentes.

Krzeszowice „ad vias“ cum R. silvestri et R. amphibia × subsilvestri a Jabłoński lecta.

Caule hirtulo, forma foliorum et floribus R. silvestri, foliis exceptis inferioribus sessilibus brevibusque et siliculis cum stylo longiusculo R. amphibiae respondens.

A R. amphibia × silvestri Wimm. (sub Nasturtio) et R. silvestri × amphibia Rouy et Fouc. Fl. de France I p. 207 (sub Nasturtio) diversissima.

Roripa terrestris × silvestris. R. oslawiensis m. Exemplum 50 cm altum; caulis inferne lignescens solidus sparse hirtulus a basi ramosus arcuato erectus excepta basi angulatus; folia caulina distincte auriculata, inferiora pro parte obovata sessilia lyrato pinnatifida vel subfissa: lobis lateralibus approximatis, cetera aeque ac superiora petiolata elongata pinnatisecta segmento terminali satis distincte maiore sublyrata: segmentis lateralibus 4—5 iugis distantibus oblongis vel lanceolatis paucidentatis, suprema minora inferne cuneata paucifida; sepala flava obtusiuscula vel acutiuscula fere aequalia oblonga vel anguste oblonga 2·2—2·5 mm longa 0·7—0·9 mm lata; petala flava 3 mm longa 1·2—1·7 mm lata obovato cuneata, antherae 1 mm longae; siliculae breves oblongae adhuc iuveniles 2—2·5 mm longae (circ. 0·6 mm latae), stylo 0·7—0·8 mm longo terminatae, in pedicellis tenuibus ad 9 mm longis patentes.

Osławy Białe distr. Kołomyja „in fossis“ (Wołoszczak).

Caule basi lignescenti, foliis caulinis inferioribus partim obovatis sessilibusque ceteris aeque ac superioribus (pinnatisectis) sublyratis, floribus dilutioribus, siliculis brevibus et stylo longiusculo R. terrestri, caule superne angulato et foliis caulinis maxima ex parte pinnatisectis petiolatis R. silvestri propior.

Roripa silvestris×subpalustris. R. wislokiensis m. Exempla herbarii duo, 25—32 cm alta; rhizoma repens, caulis adscendens a medio vel a basi ramosus angulatus usque ad apicem pilis brevissimis crassiusculis papillatis hirtulus; folia elongata pinnatisecta ad 6 iuga, inferiora distincte lyrata, caulina petiolata basi breviter auriculata partim in eodem exemplo exauriculata, segmenta lateralia ovata oblonga in foliis superioribus etiam anguste oblonga inaequaliter partim inciso dentata; sepala flava subaequalia oblonga vel ovalia obtusa vel obtusiuscula 2·2 mm longa 0·8—1·2 mm lata; petala flava 2·5—3 mm longa 1·2—1·5 mm lata obovato cuneata, antherae 0·9—1 mm longae; siliquae quamquam valde iuveniles iam longiusculae anguste lineares stylo brevi terminatae.

Strzyżów ad flumen Wisłok (Holzer).

Rhizomate repenti, caule hirtulo, foliis caulinis petiolatis, auriculis parvis partim nullis, floribus maiusculis et siliquis linearibus R. silvestri, foliis elongatis inferioribus lyratis R. palustri respondens

O zmianach w budowie dróg rodnych myszy w życiu pozamacicznem. — Über Änderungen im Bau der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus während ihres postembryonalen Lebens.

Mémoire

de M. STANISLAS POWIERZA,

présenté par M. K. Kostanecki m. t. dans la séance du 6 Mai 1912.

(Planches XI – XIII).

A. Einleitung.

Die Frage der Schwangerschaft bei den Säugern und beim Menschen befindet sich bis in die letzte Zeit hinein immer noch auf der Tagesordnung wissenschaftlicher Erörterungen. Nicht allein die Physiologie, sondern sogar die reine Morphologie der Gravidität und der mit ihr zusammenhängenden Prozesse weisen in ihrer wissenschaftlichen Bearbeitung noch mancherlei Lücken auf, deren Ausfüllung dringend geboten erscheint, wenn wir ein vollständiges und klares Bild der diesbezüglichen Erscheinungen gewinnen wollen. Jedoch in Anbetracht gewisser methodologischer Schwierigkeiten und großer Schwankungen und Unterschiede in der Struktur verschiedener Säugetiergruppen ist die Verallgemeinerung der Untersuchungsresultate nicht ganz leicht. Daraus ergibt sich aber, daß gerade erst die genaueste Kenntnis der Einzelheiten innerhalb der verschiedenen Tiergruppen es uns ermöglicht, zu allgemeineren Fragen überzugehen und schließlich das Ganze des Problems zu erfassen.

Dabei muß bekanntlich der physiologischen Betrachtung die Kenntnis der Morphologie der betreffenden Organe vorausgehen. Und da auch in dieser Hinsicht, wie ich eben hervorgehoben habe, die Lücken in unseren Kenntnissen noch außerordentlich zahlreich sind, so kann es uns nicht verwundern, daß die Forschungen in

der besagten Frage sich bis heute zumeist auf die morphologische Seite derselben erstrecken. Auch meine Beobachtungen verliefen in dieser Richtung, wobei ich mich auf die Untersuchung der Ausführwege nur einer einzigen Art von Säugetieren beschränkte.

Als Untersuchungsmaterial verwendete ich die weiße Maus, welche eine Abart der Hausmaus ist — *Mus musculus var. alba.* Infolge der Leichtigkeit, mit der sich diese Tiere züchten lassen, dienten sie schon sehr häufig zu Studien über den Bau der weiblichen ableitenden Wege des Geschlechtsapparates sowie über diejenigen Erscheinungen, welche sich innerhalb der diese Wege bildenden Organe abspielen.

Angaben, die sich ausschließlich nur auf den anatomischen und histologischen Bau der Geburtswege geschlechtlich ausgereifter Mäuse beziehen, finden wir in den Arbeiten von Beddard (1), Gage (**10**), Gerhardt (**11**), Schaffer (**27**) und Sobotta (**30**, **31**). Bei anderen Autoren finden wir wiederum hauptsächlich Angaben über Änderungen, welche die Geburtswege der Maus in gewissen Perioden des Geschlechtslebens erleiden. Änderungen im Uterus während der Schwangerschaft finden Berücksichtigung in den Arbeiten von Burckhard (**3**), Clivio (**5**), Duval (**6**), Ercolani (**8**), d'Erchia (**7**), Frommel (**9**), Kolster (**15**), Nussbaum (**22**) und Pujiula (**23**), während das Puerperium mit spezieller Berücksichtigung der Regeneration der Uterusschleimhaut und der Uterusdrüsen von Burckhard (**4**), Rathcke (**24**) und Strahl (**38**, **39**) bearbeitet worden ist. Die zyklischen Änderungen, welche während des Geschlechtslebens des ausgereiften Weibchens im Bau der Scheide auftreten, wurden beschrieben von Königstein (**17**), Lataste (**18**), Moreau (**21**), Retterer (**25**) und Tafani (**40**). Schließlich finden wir noch einige Angaben über den Bau der Geburtswege oder über Änderungen derselben gelegentlich in Arbeiten solcher Autoren, deren Hauptaufgabe in dem Studium des Befruchtungsvorganges, des Furchungsprozesses oder der embryonalen Entwicklung der Maus bestand [Melissinos (**19**), Selenka (**28**, **29**), Sobotta (**32**, **33**, **34**, **35**, **36**, **37**) und Tafani (**40**, **41**)].

In vorliegender Arbeit, deren Ergebnisse ich mitteilen will, bezweckte ich die Untersuchung des Baues der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus in denjenigen Perioden des postembryonalen Lebens, welche bisher von den soeben ange-

führten Autoren entweder vollständig übergangen oder noch nicht ganz genau erforscht wurden. Meine Beobachtungen umfassen einerseits die postembryonale Entwicklung der Tube, des Uterus und der Scheide, d. h. die in diesen Organen von der Geburt an bis zur geschlechtlichen Reife vor sich gehenden Änderungen, anderseits diejenigen Änderungen, welche im Bau dieser Organe im Zusammenhang mit der Funktion der Geburtswege in gewissen Perioden des Geschlechtslebens auftreten.

Anfänglich war es meine Absicht, die Studien ausschließlich nach der histologischen Richtung hin zu führen. Im Verlauf der Arbeit bin ich jedoch zu der Überzeugung gekommen, daß sogar gewisse rein anatomische Einzelheiten von den betreffenden Autoren entweder ungenau oder nicht ganz richtig dargestellt wurden. Aus diesem Grunde konnte ich nicht umhin, auch den anatomischen Bau mit zu berücksichtigen.

Vorliegende Arbeit habe ich unter der Leitung des Herrn Prof. E. Godlewski (jun.) ausgeführt, dem ich auch die Anregung zur Wahl des obigen Themas verdanke.

B. Untersuchungsmethoden.

Die für meine Untersuchungen notwendigen Entwicklungstadien erhielt ich in der Weise, daß ich die in einzelnen Käfigen untergebrachten trächtigen Weibchen mehrmals am Tage beobachtete und kontrollierte und dann die Jungen vom Augenblick des Wurfs an gerechnet in entsprechenden Zeitintervallen tötete. Kam der Wurf am Tage zustande, so konnte er mitunter direkt beobachtet werden, und das Alter der Jungen war in diesem Falle ganz genau bekannt. In anderen Fällen ließ sich das Alter nur annähernd, und zwar bis auf 10 Stunden, bestimmen, was übrigens für meine Zwecke völlig genügte.

Was die reifen Tiere anbetrifft, so stützte ich mich zur Erlangung der entsprechenden Stadien auf die Beobachtungen Sobotta's und anderer Autoren.

Besonders wertvolle Angaben über das Geschlechtsleben der Maus finden sich in den Arbeiten von Sobotta.

Zwecks mikroskopischer Untersuchungen fixierte ich das frische

Material vorwiegend in gesättigter wässeriger Sublimatlösung mit einem $5^0/_0$-igen Zusatz von konzentrierter Essigsäure. Außerdem bediente ich mich zu diesem Zwecke mitunter auch der Flemming'schen und Zenker'schen Flüssigkeit. Nach Behandlung des fixierten Materials mit Alkoholen und Xylol bettete ich dasselbe ausschließlich in Paraffin ein, worauf ich aus demselben Serienschnitte von 3, 5, 6 oder 9 μ herstellte. Die Schnitte färbte ich meistens mit Hämalaun (Mayer) oder mit Hämatoxylin (Böhmer) und Eosin. Mitunter wurden die Präparate mit Mucikarmin tingiert oder auch vor der Einbettung mit Boraxkarmin in toto durchgefärbt.

C. Ergebnisse eigner Untersuchungen.

I. Beiträge zur Anatomie der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Säugetiere besteht der weibliche Geschlechtsapparat außer dem Eierstock aus drei sich kontinuierlich fortsetzenden Organen, und zwar: 1) dem Eileiter (der Tube, — *tuba uterina Fallopii*), 2) der Gebärmutter *(uterus)* und 3) der Scheide *(vagina)*. Bei der Maus dagegen und noch einigen anderen Gattungen tritt zu diesem Komplex noch ein viertes Organ hinzu, die sog. *Bursa ovarica.* Die Berechtigung, letztere als einen Bestandteil der den weiblichen Geschlechtsapparat der Maus bildenden Organe anzusprechen, kann m. E. aus folgenden Tatsachen hergeleitet werden. Aus den Arbeiten von Beddard (1)[1], Gerhardt (11) und Sobotta (34) wissen wir, daß die *Bursa ovarica* das Ovarium vollständig umgibt oder vielmehr abschließt, ohne durch irgend eine Öffnung mit der Bauchhöhle in Verbindung zu stehen. Sobotta gibt überdies an, daß bei der Maus die Eier nach dem Platzen der Graaf'schen Bläschen nicht sofort von der Tube ergriffen werden, sondern eine Zeitlang in dem von der Ovarialkapsel umfaßten Raume, dem von Sobotta sog. „Periovarialraume", liegen bleiben. Dies läßt sich damit erklären, daß, wie Gerhardt (11) festgestellt hat, die Fimbrien hier bedeutend schwächer entwickelt sind als bei Tieren, bei denen die Ovarialkapsel kein völlig geschlossenes Täschchen bildet. Das Lumen, welches zwischen der Ovarialkapselwand und dem Ovarium (= Periovarialraum) vorhan-

[1] Zitiert nach Gerhardt (11).

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

TABLE DES MATIÈRES.

Avril 1912.

Le *«Bulletin International»* de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (*A*) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (*B*) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série *A* ... 8 K; Série *B* ... 10 K.

Les livraisons du *«Bulletin International»* se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie «Spółka Wydawnicza Polska» Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 2 K 30 h.

N° 5 *B*. MAI 1912

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER
DER
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1912

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR

S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR: *Vacat.*

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,

b) Classe d'Histoire et de Philosophie,

c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Académie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński,**
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

25 lipca 1912.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1912. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

Berichtigung.

Seite 483. Zeile 6 von unten lies 1 cm statt 1 cm^2.

S. 493. Z. 9 v. o. l. 225.10^{-10} statt 225.10^{-9}.

S. 493. Z. 1 v. u. l. 281 = 0·0281 V statt 281 = 0·281 m. V.

S. 494, Z. 20 v. o. l. bei ihm noch größer war (also die Empfindlichkeit kleiner) als bei mir. statt und die Empfindlichkeit bei ihm noch größer waren als bei mir.

S. 507. Z. 16 v. o. l. 0·00435″ statt 0·0435″.

S. 507, Z. 17. v. o. l. 0·00174″ statt 0·0174″.

S. 507, Z. 4 v. u. l. 0·002″ statt 0·0002″.

S. 519, Z. 1 v. u. l. Seite 260 statt Seite 2.

Tafel XIX. Die Nummern der Figuren 24 und 25 sind zu vertauschen.

den ist, kommuniziert unmittelbar nur mit dem Tubenlumen und erst indirekt, durch Vermittlung der Tube, mit dem Lumen des Uterus und der Scheide. Im ganzen stellt sich also der Ausführweg des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus als ein Kanal dar, dessen kranialer, blind endigender Teil von der Ovarialkapsel gebildet wird.

Trotzdem das soeben geschilderte Verhältnis der Ovarialkapsel



Fig. A. Querschnitt durch das Ovarium, die Ovarialkapsel und einen Teil der Tube. — *b. ov.* Ovarialkapsel. — *f.* Fimbrien. — *ov.* Ovarium. — *periov.* Periovarialraum. — *t. F.* Tube. — 75-fache Vergr.

zum Ovarium und dem Eileiter schon mehrfach beschrieben wurde, so hat dennoch kein einziger Autor bisher eine Zeichnung geliefert, welche dieses Verhältnis deutlich veranschaulichen würde. Dies läßt sich wohl damit erklären, daß die Erlangung eines halbwegs guten Querschnittes ein reiner Zufall ist. Von mehr als 20 Serien fortlaufender Querschnitte fand ich unter meinem Material nur zwei solche, welche über dieses Verhältnis völlig klaren Aufschluß geben. Beide Querschnitte entstammen den Geschlechtsapparaten unreifer Weibchen, von denen das eine 32 Stunden, das andere $7^1/_2$ Tage nach dem Wurf getötet wurde.

Die Verhältnisse, um die es sich hier handelt, sind bei der jungen Maus unmittelbar nach dem Wurf genau dieselben wie bei dem reifen Weibchen. Das Bild des Querschnittes, welcher bei der älteren, $7^1/_2$ Tage nach dem Wurf getöteten Maus erhalten wurde, zeigt Fig. A. Die gegenseitige Lage des Ovariums, der Ovarialkapsel und der Tube ist hier ganz klar zum Ausdruck gebracht.

Indem wir zur Besprechung der weiteren Teile des weiblichen Geschlechtsapparates übergehen, müssen wir hervorheben, daß ihr allgemeiner anatomischer Bau bei den Jungen unmittelbar nach dem Wurf bereits genau derselbe ist wie bei geschlechtsreifen Weibchen. Die zu beiden Seiten gelegene, in Windungen verlaufende Tube geht in das Uterushorn (*uterus bicornis*) über, während die kaudalen Abschnitte beider Hörner sich miteinander verbinden und auf diese Weise den unpaarigen, in die Scheide mündenden Teil des Uterus bilden. Jedes einzelne Organ ist also bereits ganz deutlich ausgebildet und nimmt die ihm zukommende definitive Lage in der Bauchhöhle ein.

Wenn wir jedoch gewissen Einzelheiten nachgehen, die sich aber nur an mikroskopischen Präparaten beobachten lassen, so kommen wir zu dem Ergebnis, daß doch gewisse Differenzen in der anatomischen Struktur zwischen dem neugeborenen und dem geschlechtsreifen Weibchen bestehen. Worauf sie beruhen, will ich weiter unten des näheren angeben. Hier möchte ich noch hervorheben, daß diese Einzelheiten im anatomischen Bau des weiblichen Geschlechtsapparates, die ich beschreiben will, bisher nicht einmal bei geschlechtsreifen Weibchen bekannt waren. Zwar finden sich bei Sobotta (**30**, **31**, **34**) einige Angaben darüber, doch erheischen diese, wie aus meinen Beobachtungen hervorgeht, weitgehender Ergänzungen.

Es soll hier also hauptsächlich von drei Gegenden die Rede sein, und zwar: 1) von dem Übergang der Tube in den Uterus, 2) von der Verbindung beider Uterushörner und 3) von dem Übergang des Uterus in die Vagina.

Was die erste Gegend, d. h. den Übergang der Tube in den Uterus, anbetrifft, so sagt Sobotta (**30**) darüber folgendes: „...bei Nagern [1]), Raubtieren und anderen wird die Uterustubengrenze durch das plötzliche Dünnerwerden der Schleimhaut und Ringmus-

[1]) Unter den von dem Autor untersuchten Nagern befand sich auch die Maus.

kulatur und das Aufhören der Längsmuskulatur bedeutend schärfer angezeigt“. Wie man sieht, erklärt diese Beschreibung nur den bedeutenden Größenunterschied zwischen Uterus und Tube. Über das gegenseitige Verhältnis der Lumina dieser beiden Organe besagt



Fig. B. — Querschnitt durch die Gegend des Überganges der Tube in den Uterus. Das Präparat ist aus dem Geschlechtsapparat eines reifen Weibchens hergestellt. — *f. c. u.* Uterusgewölbe. — *l. u.* Uteruslumen. — *o. u. t.* Tubenmündung. — *p. u. t.* Die *Pars uterina Tubae.* — *t. F.* Tube. — *u.* Uterus. — 40-fache Vergr.

jedoch der angeführte Autor gar nichts. Ganz sichere Daten in dieser Beziehung verdanke ich den zahlreichen Serienquerschnitten, über die ich zu verfügen hatte. Trotzdem die Richtung der Schnitte völlig vom Zufall abhing, lieferten sie dennoch in zahlreichen Fäl-

len außerordentlich charakteristische Bilder. Zwecks leichterer Orientierung will ich mit der Beschreibung der definitiven Verhältnisse beginnen.

Aus den von mir erhaltenen Bildern geht vor allem hervor, daß die Tube nicht als eine einfache Verlängerung des Uterushornes erscheint. In Fig. B sehen wir einen doppelten Schnitt durch



Fig. C. — Schnitt durch die Gegend des Überganges der Tube in den Uterus. — Das Präparat entstammt einer jungen, $8^1/_2$ Tage nach der Geburt getöteten Maus. — *f. c. u.* Uterusgewölbe. — *l. u.* Uteruslumen. — *t. F.* Tube. — 58-fache Vergr.

die Tube, von denen der erste (*t. F.*) ein richtiger Querschnitt ist, während der andere (*p. u. t.*) die Tube schräg, ja fast in der Längsrichtung trifft. Schräg getroffen ist auch durch den Schnitt das kraniale Ende des Uterushornes. Schon aus diesem Bilde geht deutlich hervor, daß der Endabschnitt der Tube durch die Uteruswand hindurchgeht, so daß wir, ähnlich wie beispielsweise bei der Frau, auch bei der Maus von einer Pars uterina Tubae sprechen

können. In seinem weiteren Verlauf stülpt das äußerste Ende dieses uterinen Tubenteiles die Uterusschleimhaut nach innen hervor und ragt auf diese Weise in Gestalt eines warzenförmigen Hügels in das Uteruslumen hinein. Auf dem äußersten Gipfel dieses Hügels befindet sich die Tubenmündung, *o. u. t.* (*ostium uterinum tubae*). Ein äußerst charakteristisches Bild des Hügels sehen wir auch in Fig. C, wo das Uterushorn axial, der Endabschnitt des uterinen Tubenteiles dagegen schräg von dem Schnitt getroffen ist. Die Tu-



Fig. D. — Schnitt durch die Gegend des Überganges der Tube in den Uterus. — Das Präparat entstammt einer 21 Tage alten Maus. — *a.* Warzenförmiger Hügel. — *l. u.* Uteruslumen. — *t. F.* Tube. — 80-fache Vergr.

benmündung ist auf diesem Schnitt nicht sichtbar. Einen senkrecht zur Schnittfläche der Fig. C in der Richtung der Linie b → c verlaufenden Schnitt stellt dagegen Fig. D dar. Im Uteruslumen sehen wir hier den der Quere nach getroffenen Hügel *(a)*, welcher den Querschnitt der Tube *(t. F.)* umfaßt. Dieses Bild, im Zusammenhang mit den in den Fig. B und C dargestellten Bildern betrachtet, weist darauf hin, daß die Uterushornwand ein Gewölbe bildet, welches den warzenförmigen Hügel ringsherum umgibt *(f. c. u.* Figg. B und C). Dieses Gewölbe oder vielmehr diese beiden Gewölbe, denn es sind ihrer zusammen zwei (je eines in jedem Uterushorn), möchte ich als: „*Fornices circulares uteri*" bezeichnen.

Weiter behauptet Sobotta (**34**) betreffs des äußeren Übergan-

ges der Tube in den Uterus, daß die Tube „an der Spitze des Uterushornes“ beginnt.

Diese Ansicht steht im Widerspruch mit dem, was ich an meinen Präparaten beobachten konnte. Daß die Tube nicht an der Spitze des Uterushornes beginnt, läßt sich schon einigermaßen aus dem in Fig C dargestellten Schnitt entnehmen. Die Spitze des Uterushornes liegt hier nämlich an der mit *a* bezeichneten Stelle. Betrachtet man überdies das in toto konservierte und durchlichtete Präparat unter der Lupe, so sieht man ganz deutlich, daß die Tube nicht an der Spitze, sondern in der Nähe der Spitze in das Ute-



Fig. E. Querschnitt durch den unpaarigen Uterusteil einer neugeborenen Maus. — *l. c. d.* Lumen des rechten Hornes. — *l. c. s.* Lumen des linken Hornes. — *r.* Rectum. — *ur.* Urethra. — 34-fache Vergr.

Fig. F. Querschnitt durch den unpaarigen Uterusteil einer neugeborenen Maus. — *l. u.* das einheitliche, gemeinsame Uteruslumen. — *r.* Rectum. — *ur.* Urethra. — 34-fache Vergr.

rushorn eindringt. Bei normaler Lage des weiblichen Geschlechtsapparates in der Bauchhöhle befindet sich die Stelle des Eindringens der Tube in den Uterus auf der dorsalen Seite.

Die soeben geschilderten Verhältnisse lassen sich bereits in dem Geschlechtsapparate eines jungen Weibchens nach dem dritten Tage seines postembryonalen Lebens konstatieren. Bei neugeborenen Weibchen dagegen gibt es zwar schon einen uterinen Tubenteil *(pars uterina tubae)*, es fehlt aber noch die warzenförmige Erhebung und mithin sind auch die Uterusgewölbe noch nicht vorhanden.

Wir wollen nunmehr zur Besprechung der anatomischen Details innerhalb der beiden anderen Gegenden übergehen, und zwar der

Verbindungstelle der beiden Uterushörner und des Übergangs des Uterus in die Scheide.

Was die erste Frage anbelangt, so will ich mich hier hauptsächlich mit der Verbindung der Einzellumina der beiden Uterushörner zu einem einzigen Lumen befassen. Im Geschlechtsapparate der neugeborenen Maus erscheinen diese Verhältnisse ziemlich einfach. Wenn man nämlich die Querschnitte von der Stelle an, wo die beiden Hörner von der gemeinsamen Serosa umfaßt werden, nacheinander in der Richtung nach der Scheide zu genau betrachtet, so sieht man, daß die Lumina beider Hörner sich allmählich

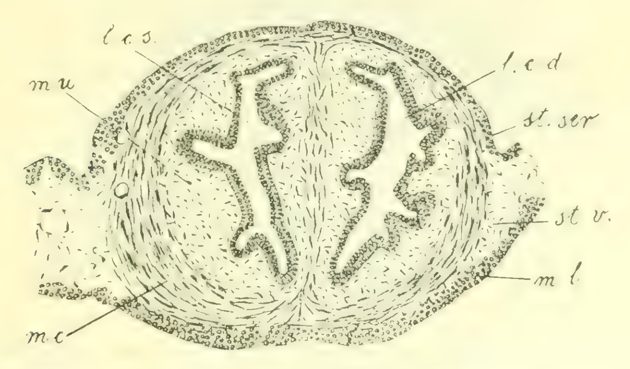


Fig. G. Querschnitt durch den unpaarigen Teil des definitiven Uterus. — *l. c. d.* Lumen des rechten Hornes. — *l. c. s.* Lumen des linken Hornes. — *m. c.* Ringmuskelschicht. — *m. l.* Längsmuskelschicht. — *m. u.* Schleimhaut. — *st. ser.* Serosa. — *st. v.* Subserosa. — 34-fache Vergr.

einander nähern, so daß schließlich das sie auskleidende Zylinderepithel die einzige Scheidewand zwischen ihnen bildet (Fig. E). In der ein wenig weiter gelegenen Partie verschwindet auch das die Scheidewand bildende Epithel, und die Lumina beider Hörner sind — wie in Fig. F zu sehen ist — direkt miteinander verbunden. In dieser Gestalt mündet das nunmehr einheitliche Lumen des Uterus (*l. u.*) in die Scheide. Solch einfache Verhältnisse bestehen ungefähr bis zum 7. Lebenstage des jungen Weibchens. Infolge der in der Entwicklung auftretenden individuellen Schwankungen ist es jedoch unmöglich, eine ganz präzise Grenze in dieser Hinsicht anzugeben.

Während der weiteren Entwicklung lassen sich mit fortschreitender histologischer Differenzierung der Wandungen des unpaari-

gen Uterusteiles gewisse Änderungen in dem gegenseitigen Verhältnis der beiden ineinandergreifenden Lumina wahrnehmen. Diese Änderungen führen dann in ziemlich raschem Tempo zur definitiven Gestaltung der Verhältnisse, auf die wir jetzt etwas näher eingehen wollen. Wenn wir nämlich die aufeinanderfolgenden Querschnitte der Reihe nach aufmerksam betrachten, indem wir wiederum von der äußeren Verbindung beider Uterushörner ausgehen und weiter nach der Scheide zu fortschreiten, so sehen wir auf einer gewissen

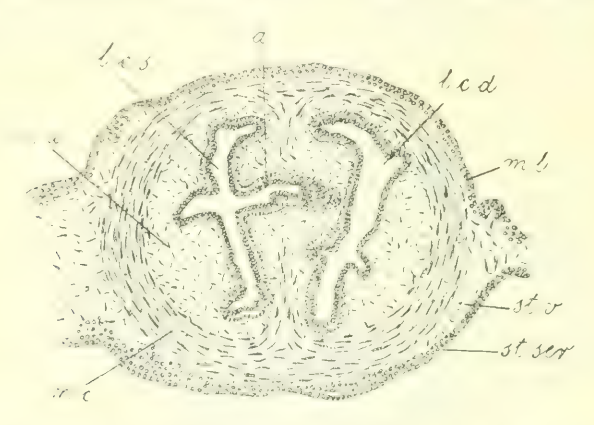


Fig. H. Querschnitt durch den unpaarigen Teil des definitiven Uterus. — *a.* Ausläufer des Lumens des linken Hornes. — *l. c. d.* Lumen des rechten Hornes. — *l. c. s.* Lumen des linken Hornes. — *m. c.* Ringsmuskelschicht. — *m. l.* Längsmuskelschicht. — *m. u.* Schleimhaut. — *st. ser.* Serosa. — *st. v.* Subserosa. — 34-fache Vergr.

Strecke Bilder, wie sie uns Fig. G. bietet. Wir haben hier schon eine beiden Uterushörnern gemeinsame Serosa *(st. ser.)*: *Stratum serosum*, mit der ihr anliegenden Längsmuskelschicht *(m. l.)*: *Muscularis longitudinalis* und eine gemeinsame Subserosa *(st. v.)* oder Gefäßschicht: *Stratum subserosum sive vasculare.* Beide Ringmuskelschichten *(m. c.)*: *Musculares circulares*, berühren sich zwar schon auf der Mittellinie, bilden aber immer noch zwei Ringe um die beiden völlig getrennten Lumina *(l.)*, von denen jedes von einer besonderen Schleimhaut *(m. u.)*: *Mucosa uteri*, umgeben ist. Fig. H zeigt den Querschnitt einer etwas weiter liegenden Partie. Dieses Bild unterscheidet sich von dem vorhergehenden dadurch, daß das Lumen des einen Uterushornes gleichsam einen Ausläufer (*a*) nach dem Lumen des anderen entsendet. Auf anderen Schnittserien sieht

man solche Ausläufer von beiden Lumina gleichzeitig ausgehen und einander zustreben. Der in Fig. H dargestellte Schnitt verläuft also in etwas schräger Richtung, so daß der eine Ausläufer bereits von ihm getroffen ist, der andere dagegen nicht. Indem wir weiter nach der Scheide zu fortschreiten, sehen wir, daß die Ausläufer der Lumina sich miteinander verbinden (Fig I, *b*), was auch die Verbindung der beiden Lumina selber zur Folge hat. Die Art der Verbindung ist hier aber anders als bei der neugeborenen Maus

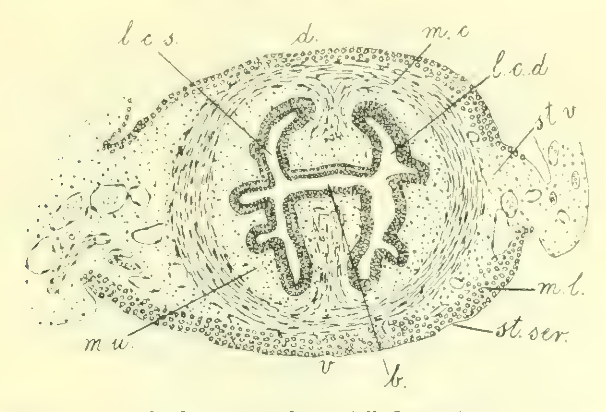


Fig. I. Querschnitt durch den unpaarigen Teil des definitiven Uterus. — *b.* die Lumina beider Hörner verbindender Spalt. — *d.* dorsale Seite. — *l. c. d.* Lumen des rechten Hornes. — *l. c. s.* Lumen des linken Uterushornes. — *m. l.* Längsmuskelschicht. — *m. c.* Ringmuskelschicht. — *m. u.* Schleimhaut. — *st. ser.* Serosa. — *st. v.* Subserosa. — *v.* ventrale Seite. — 34-fache Vergr.

(vergl. Fig. F). Während nämlich dort eine unmittelbare sofortige Berührung der Lumina stattfand, sieht man hier, daß die Lumina beider Hörner zurzeit noch ziemlich weit voneinander entfernt sind, so daß wir im Querschnitt das typische Bild des Buchstabens H erhalten. Schreiten wir weiter fort in der Richtung nach der Scheide zu, so haben wir den Eindruck, als ob die Querverbindung allmählich kürzer würde, wodurch die Lumina selbst einander immer näher kommen. Schließlich verschwindet die Querverbindung vollständig und die Lumina beider Uterushörner sind nunmehr direkt miteinander verbunden, so daß sie im Querschnitt das Bild des Buchstabens X liefern (Fig. K, *l. u.*).

Die völlige Verschmelzung der beiden Lumina zu einem einzigen kommt erst — wie in Fig. L (*l. u.*) zu sehen ist — in der

Endpartie definitiv zustande. Die Form dieses nunmehr homogenen Lumens erscheint im Querschnitt wiederum in Gestalt eines H, indessen ist dieses Bild im Vergleich mit dem H der Fig. I um 90° seitwärts gedreht, da ja alle drei Querschnitte (Fig. I, K und L) gleich orientiert sind (*v.* ventrale, *d.* dorsale Seite). In dieser Gestalt mündet auch das Lumen des unpaarigen Uterusteiles in die Scheide. Es muß noch bemerkt werden, daß der Uterus von der Stelle ab, wo wir zum ersten Male die Verbindung der Lumina beider Uterushörner be-

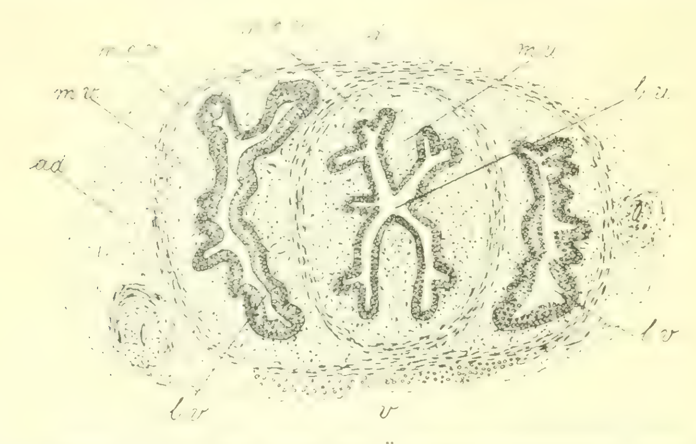


Fig. K. Querschnitt durch die Gegend des Überganges des Uterus in die Scheide (definitive Verhältnisse). — *ad.* äußere Scheidenhaut (*adventicia*). — *d.* dorsale Seite. — *l. u.* Uteruslumen. — *l. v.* Scheidenlumen. — *m. c. u.* Ringmuskelschicht des Uterus. — *m. c. v.* Ringmuskelschicht der Scheide. — *m. u.* Schleimhaut des Uterus. — *m. v.* Schleimhaut der Scheide. — *v.* ventrale Seite. — 34-fache Vergr.

obachtet haben (Fig. I), vollkommen einheitlich ist. Das einzige Lumen ist nämlich von einer bereits homogenen Schleimhaut (*m. u.*) und einer unpaarigen Ringmuskelschicht (*m. c. u.*) umgeben.

Bezüglich der soeben geschilderten Gestaltung des Lumens, welches aus der Verbindung und der darauffolgenden Verschmelzung der beiden Uterushörner entstanden ist, muß bemerkt werden, daß diese Gestaltung nicht eine zufällige und variable, sondern konstant eine solche ist, wie sie auf den beigefügten Figuren dargestellt wurde. Diese Erscheinung ist bis zu einem gewissen Grade darauf zurückzuführen, daß der unpaarige Uterusabschnitt der Maus an der Gravidität keinen Anteil nimmt, sondern nur als Ausführungsgang dient. Während des Geburtsaktes selbst ändert sich natürlich

die Lumenform, denn sein Querschnitt muß bedeutend größer werden, um beim Wurf den Jungen den Durchgang zu ermöglichen. Daß diese Ausdehnung tatsächlich stattfinden kann, ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß die Falten der das Lumen umgebenden Schleimhaut sich unter dem Druck der Embryonen glätten müssen. Diese Änderung ist indessen nur vorübergehend. Denn

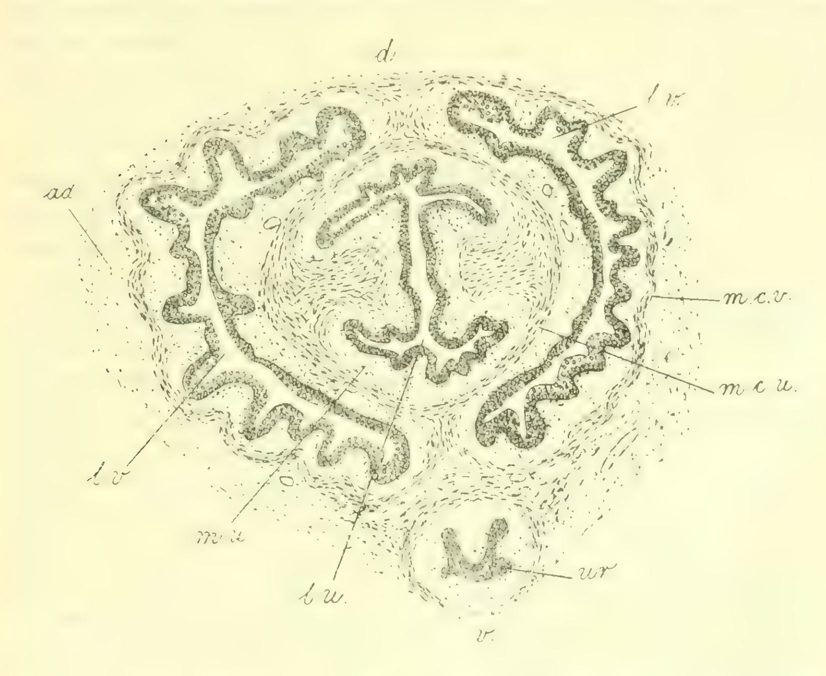


Fig. L. Querschnitt durch die Gegend des Überganges des Uterus in die Scheide (definitive Verhältnisse). — *ad.* äußere Scheidenhaut (*adventicia*). — *d.* dorsale Seite. — *l. u.* Uteruslumen. — *l. v.* Scheidenlumen. — *m. c. u.* Ringmuskelschicht des Uterus. — *m. c. v.* Ringmuskelschicht der Scheide. — *m. u.* Schleimhaut des Uterus. — *ur.* Urethra. — *v.* ventrale Seite. — 34-fache Vergr.

an Präparaten, die von einer wenige Stunden nach dem Wurf getöteten Maus stammten, konnte ich feststellen, daß die Lumenform in allen Teilen fortlaufend wieder genau die gleiche war, wie ich sie oben geschildert habe. Abgesehen also von dem Geburtsakt als solchem, ist die Lumenform konstant.

Indem ich nun zur Besprechung der Uterusscheidegrenze selbst übergehe, muß ich noch einmal auf die in den Figg. K und L dar-

gestellten Querschnitte zurückkommen. In diesen Querschnitten springen vor allem je zwei Lumina (*l. v.*) in die Augen, die zu beiden Seiten des Uterus liegen. Diese Lumina stehen zusammen mit dem sie umgebenden Gewebe in inniger Verbindung mit der Uteruswand, mit welcher sie ein homogenes Ganzes bilden. Indem ich wiederum die aufeinanderfolgenden Querschnitte in der Richtung nach dem Schwanz zu einer genauen Prüfung unterzog, konnte ich feststellen, daß die besagten Lumina der Scheide angehören und das sie umgebende Gewebe eine Verlängerung der Scheidewände bildet. Die Scheide umfaßt also mit ihrem kranialen Teil auf einer gewissen Strecke den unpaarigen Uterusteil, oder mit anderen Worten: das kaudale Uterusende steckt in dem vorderen Scheidenabschnitte. Charakteristisch ist dabei noch der Umstand, daß das Lumen dieser Scheidenpartie in zwei Lumina sozusagen gespalten wird, die dem Uterus gegenüber seitlich — lateral — gelegen sind. Diese Lumina laufen blind aus und die diese beiden blinden Ausgänge umgebenden Wandungen bilden zwei Gewölbe (*fornices*). Im Hinblick auf die Lage der letzteren im Verhältnis zur Scheide könnte man sie „seitliche Gewölbe" — *fornices laterales vaginae* (*dexter* und *sinister*) — nennen.

Unter Berücksichtigung des soeben Gesagten gelangen wir zu einer neuen Anschauung über das anatomische Verhältnis des Uterus zur Scheide. Der kaudale Abschnitt des unpaarigen Uterusteiles ist demzufolge nichts Anderes als die *portio vaginalis uteri* und ihre Mündung liegt schon innerhalb der Scheide selbst. Es muß hier noch bemerkt werden, daß sowohl der vaginale Uterusteil als auch die Scheidengewölbe schon bei der neugeborenen weiblichen Maus vorhanden sind.

Was ich über das wechselseitige anatomische Verhältnis des unpaarigen Uterusteiles und der kranialen Scheidenpartie soeben gesagt habe, steht in direktem Widerspruch zu dem, was Sobotta (**30**) darüber sagt. Dieser Autor gibt nämlich an, daß der vaginale Uterusteil und die Scheidengewölbe ausschließlich nur bei solchen Tieren vorhanden sind, welche einen einfachen Uterus (*uterus simplex*) besitzen, also bei Affen und beim Menschen. „Die Stelle des Muttermundes springt bei allen Säugetieruteris der drei ersten Klassen [1]) nicht in die Scheide vor, d. h. es existiert weder eine

[1]) Sobotta meint hier die drei Klassen von Tieren, welche entweder 1) einen

Portio vaginalis, noch ein Scheidengewölbe". Eine nähere Begründung für diese seine Auffassung gibt Sobotta nicht. Aus den oben angeführten Querschnitten ersieht man indessen zur Genüge, daß, wenn auch die gegenseitige Relation zwischen dem Uterus und der Scheide bei der Maus in den Einzelheiten nicht den Verhältnissen entspricht, die bei Affen und beim Menschen bestehen, sowohl die *Portio vaginalis* als auch die *Fornices* hier ganz deutlich ausgeprägt sind.

Die Hauptergebnisse der besprochenen anatomischen Verhältnisse möchte ich in folgenden Punkten zusammenfassen:

1) Die Tube mündet in den Uterus nicht an dessen Spitze, sondern in der Nähe der Spitze auf der dorsalen Seite;

a) in der Endpartie der Tube hebt sich schon bei der neugeborenen weiblichen Maus der uterine Tubenteil *(pars uterina tubae)* hervor, dessen

b) Lumen schon vom 3. Tage des postembryonalen Lebens ab an der Spitze des warzenförmigen Hügels, der in das Uteruslumen hineinragt, mündet;

c) um diesen Hügel herum bildet die Uteruswand ein Gewölbe, welches ich als „*fornix circularis uteri*" bezeichnet habe.

2) Die Verbindung der Lumina beider Uterushörner ist bei neugeborenen Mäusen und in den ersten Tagen der postembryonalen Entwicklung eine andere als in den weiteren Entwicklungsstadien und bei geschlechtsreifen Weibchen:

a) bei neugeborenen Weibchen ist die Verbindung beider Lumina zu einem einzigen unvermittelt;

b) bei geschlechtsreifen Weibchen sind dagegen die Lumina beider Uterushörner auf einer ziemlich langen Strecke mittels eines engen Spaltes verbunden, worauf die Lumina sich einander nähern und erst in dem Endabschnitt zu einem einzigen verschmelzen;

c) die Form des Lumens des unpaarigen Uterusteiles (von der Stelle der Verbindung der Lumina beider Uterushörner) ist bei reifen Weibchen konstant.

Uterus duplex oder 2) einen *Uterus bipartitus* oder 3) einen *Uterus bicornis* besitzen, wobei unter dem vom Autor untersuchten Material sich auch der weibliche Geschlechtsapparat der Maus befand.

3) Die Endpartie des Uterus springt in die Scheide vor, deren zwei Lumina lateral zum Uterus gelegen sind;

a) dieser Uterusteil kann ebenso wie beim Menschen als der vaginale Uterusteil *(portio vaginalis uteri)* bezeichnet werden;

b) die Wandungen der blind auslaufenden Scheidenlumina bilden zwei lateral zum Uterus liegende Gewölbe: *Fornices laterales vaginae*, und zwar α) *Fornix lateralis vaginae dexter* und β) *Fornix lateralis vaginae sinister.*

II. Histologischer Bau der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus in gewissen Perioden ihres postembryonalen Lebens.

1. Ovarialkapsel (*Bursa ovarica*).

Von allen vier Organen, welche den weiblichen Geschlechtsapparat der Maus bilden, ist in histologischer Beziehung am einfachsten die Ovarialkapsel gebaut. Ihr Bau entspricht nach den Angaben von Bühler (**2**), Gerhardt (**11**) und Zuckerkandl (**43**) im Prinzip vollständig dem Bau des Bauchfells, mit dem sie in anatomischer und in genetischer Hinsicht in innigstem Zusammenhange steht.

Die Wand der Ovarialkapsel wird nämlich von zwei Epithelblättchen gebildet, zwischen denen sich Bindegewebe befindet. Sowohl das Epithel als auch das Bindegewebe sind hier gleichsam die Fortsetzung derselben Gewebe des Bauchfells. In dem definitiven Bindegewebe der Ovarialkapsel liegen zahlreiche und ziemlich bedeutende Blutgefäße, deren Verzweigungen in die Tubenwandungen hineinragen. Schon bei neugeborenen Weibchen finden wir im Prinzip eine derart gebaute Ovarialkapselwand vor, nur mit dem Unterschiede, daß das Bindegewebe noch aus mesenchymatischen Zellen besteht und das Blutgefäßsystem noch sehr schwach entwickelt ist. Schon während der ersten Woche des postembryonalen Lebens wird die Schicht der mesenchymatischen Zellen zu faserigem Bindegewebe differenziert, worauf dann die weiteren Entwicklungsfortschritte nur noch in einem stärkeren Wachstum des ganzen Organs und insbesondere der Blutgefäße bestehen.

In der Lebensperiode der regen Geschlechtstätigkeit erleiden nach den Feststellungen von Sobotta (**34**) die Wandungen der Ovarialkapsel eine periodische Ausdehnung. Dies ist darauf zurück-

zuführen, daß in dem von diesem Organ umschlossenen Raume sich eine seröse Flüssigkeit befindet, deren Menge vor jeder Ovulation beträchtlich zunimmt. Der Druck der vermehrten Menge der serösen Flüssigkeit verursacht nach Sobotta eine Ausdehnung der Kapselwandungen und das ganze Organ erscheint alsdann als ein verhältnismäßig großes, durchsichtiges Bläschen. Meine Beobachtungen bestätigen Sobotta's Angaben vollständig.

Was dagegen den histologischen Bau der Kapselwandungen anbelangt, so lassen sich irgendwelche Änderungen derselben, die mit der Tätigkeit des Geschlechtsapparates im Zusammenhang stehen, nicht nachweisen.

2. Die Tube (der Eileiter) *(Tuba uterina [Fallopii])*.

Der histologische Bau der definitiven Tube der Maus wurde von Sobotta (**34**) eingehend geschildert. Im Hinblick auf die Unterschiede im Charakter des Epithels, in der Ausbildung der Falten und der Muskelschichten teilt dieser Autor die ganze Tube der Maus in vier Abschnitte ein. Der erste Abschnitt, welcher „unmittelbar in das *Infundibulum*" übergeht, besitzt hohe, mit einem Flimmerepithel bedeckte Falten. Außerhalb dieses Tubenabschnittes und der Fimbrien tritt das Flimmerepithel innerhalb des Geschlechtsapparates der Maus nirgends mehr auf, was auch später von Gage (**10**) bestätigt wurde. Zwischen den Zellen dieses Epithels sieht man in gleichen Abständen — um mit den Worten Sobotta's zu sprechen — „freigewordene und ausgequetschte Kerne", was dem Epithel ein charakteristisches Aussehen verleiht. Die Ringmuskelschicht ist hier sehr schwach entwickelt. Der zweite Tubenabschnitt unterscheidet sich von dem ersten dadurch, daß das die Falten bedeckende Epithel keine Flimmerhaare mehr besitzt und daß seine Zellen höher sind. In dem darauffolgenden dritten Abschnitt nehmen die Falten an Größe sehr rasch ab und fehlen auf einer gewissen Strecke gänzlich. Das Lumen ist hier klein, während die Muskelschichten viel stärker entwickelt sind als in den vorhergehenden Abschnitten. Noch stärker entwickelt sind die Muskelschichten in dem letzten, dem vierten Tubenabschnitt, wo das Lumen wieder etwas weiter wird. In derselben Arbeit gibt Sobotta (**34**) an, daß bei geschlechtsreifen Weibchen nach der Ovulation („bei der Brunst") ohne Rücksicht darauf, ob die Eier befruchtet

wurden oder nicht, die Tube auf einer gewissen Strecke eine Ausdehnung ihrer Wandungen erfährt, besonders in dem unmittelbar hinter dem *Infundibulum* liegenden Abschnitte, wodurch die Falten in dem letzteren ganz oder fast ganz verschwinden, während das Epithel vollständig abgeplattet wird. Meine Präparate bestätigen obige Angaben vollständig.

In den Arbeiten anderer Autoren wird noch die Frage der zyklischen Änderungen erörtert, welche innerhalb der Tube im Zusammenhang mit der sekretorischen Tätigkeit des Epithelbelages stattfinden. In bezug auf die Nager wurde diese Frage hauptsächlich von Holzbach (**12**) und Schaffer (**27**) bearbeitet; ich selber bin darauf nicht näher eingegangen.

In meinen Beobachtungen bezüglich der Tube der Maus habe ich mein Hauptaugenmerk auf die postembryonale Entwicklung dieses Organs gerichtet. Dieses Problem wurde nämlich meines Wissens bisher noch von keinem der Forscher eingehender bearbeitet.

Bei neugeborenen Weibchen finden wir die Tube im Stadium der Differenzierung ihrer Gewebe vor, welche die künftige Schichtung der Wände der definitiven Tube liefern sollen.

Bei aufmerksamer Betrachtung der aufeinanderfolgenden Schnitte in der Richtung von dem uterinen Tubenteil *(pars uterina tubae)* nach dem Ovarium zu konnte ich feststellen, daß fast $^3/_4$ der ganzen Tube des neugeborenen Weibchens als ein Kanälchen von gleichmäßigem, ovalem oder noch mehr gestrecktem Lumen erscheint (Figg. 1 und 2). Wie ersichtlich, ist hier das Lumen mit einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleidet, dessen hohe Zellen mit gestreckt ovalen Kernen keine Flimmerhaare besitzen. Etwas anders stellt sich der übrige Teil der Tube dar (etwa $^1/_4$ der ganzen Länge), welcher beim reifen Weibchen das *Infundibulum tubae* bilden soll. Den Querschnitt dieses Teiles sehen wir in Fig. 3 dargestellt, wo sofort der Unterschied in der Lumengestalt in die Augen springt. Wie man sieht, ist die Gestaltung des Lumens durch die abweichende Lagerung des Epithels verursacht; in derselben haben wir bereits die ersten Anlagen für die künftigen Längsfalten der Tubenschleimhaut *(plicae tubariae)* gegeben.

In der Tube der reifen weiblichen Maus sind nach der Feststellung Sobotta's (**34**) diese Falten unmittelbar hinter den Fimbrien am stärksten entwickelt; darum ist es auch nicht zu verwun-

dern, daß die Anlagen für dieselben am frühesten gerade in diesem Teile zum Vorschein kommen. Hier ist gleichsam der erste Herd, von dem aus die Bildung der Falten mit fortschreitender Entwicklung nach dem mittleren Tubenteil zu fortschreitet. Ein zweiter solcher Herd bildet sich in dem entgegengesetzten Tubenende, der *Pars uterina tubae*, jedoch erst vom dritten Tage des postembryonalen Lebens an. Von hier aus schreitet wiederum allmählich die Faltenbildung nach dem mittleren Tubenteil zu fort. Auf einer gewissen, allerdings nur ziemlich kurzen Strecke des mittleren Tubenteiles bilden sich aber überhaupt keine Falten; darum ist auch im definitiven Status — wie bereits Sobotta (**34**) hervorhebt — das Lumen hier ganz einheitlich. Es muß hier gleich bemerkt werden, daß in der ganzen Tubenlänge überall dort, wo die Falten überhaupt entstehen, ihre ersten Anlagen bei der Maus in der Dreizahl gebildet werden (Fig. 3: 1, 2, 3). Diese Anlagen entstehen also in derselben Art und Weise wie beim Menschen [Mikucki (**20**), Wendeler (**42**)], bei dem nach Mikucki (**20**) „die primären und gleichzeitig auch ursprünglichen Falten" (d. h. die ersten Anlagen der definitiven Falten) ebenfalls in der Dreizahl gebildet werden.

Was die Muskeln der Tube anbelangt, so sind sie in der definitiven Gestalt derselben in einigen Abschnitten stärker, in anderen dagegen schwächer entwickelt [Sobotta (**34**)]. In dieser Hinsicht bestehen gewisse, wenn auch nicht so bestimmt ausgeprägte Unterschiede in den einzelnen Tubenabschnitten bereits beim neugeborenen Weibchen. In dem uterinen Tubenteile *(pars uterina tubae)* und dem angrenzenden Abschnitte (Fig. 1) sieht man bereits eine ganz deutliche Ringmuskelschicht, während in den übrigen Tubenteilen (Fig. 2 und 3 *a. m.*) erst die Anlage dieser Schicht in Gestalt von einer oder mehreren Reihen gestreckter, konzentrisch zum Lumen gelagerter Zellen zu beobachten ist. Die Kerne dieser Zellen sind von ausgesprochen spindelförmiger Gestalt.

Nach der Peripherie zu sieht man äußerlich von der Muskelschicht (Fig. 1) bezw. ihrer Anlage (Figg. 2 und 3) auf der ganzen Länge der Tube unregelmäßig gelagerte, von außen von einem platten Epithel *(p. e)* umgebene mesenchymatische Zellen (*m*). Bei neugeborenen Weibchen gehört diese Schicht mesenchymatischer Zellen zusammen mit dem sie umgebenden Epithel eigentlich der Ovarialkapselwandung (*b. ov.*) an. Erst mit fortschreitendem Wachs-

tum der Tube vollzieht sich in ihrer nächsten Umgebung eine Differenzierung der besagten Schichten zur Serosa und Subserosa (*tunica serosa* und *tunica subserosa*) der definitiven Tube. Beide Membranen sind ungefähr am 7. Tage der postembryonalen Lebens bereits deutlich wahrnehmbar.

Tubenfimbrien gibt es bei neugeborenen Weibchen nicht. Sie beginnen sich erst um den 3. Tag des postembryonalen Lebens zu bilden. Die Flimmerhaare dagegen, die sich bei reifen Weibchen auf dem Epithel eines nur geringen Tubenteiles befinden [Gage (10), Sobotta (34)], bilden sich auch nur auf dem Epithel dieses Teiles. Die Anwesenheit von Flimmerhaaren in der Tube konnte ich mit voller Sicherheit erst am 9. Lebenstage des jungen Weibchens feststellen.

Die allmähliche Differenzierung der Tubenwandungen dauert ungefähr bis zum 31. Tage. Sie vollzieht sich prinzipiell in derselben Weise wie beim Menschen [Mikucki (20), Wendeler (42)]; die geringen Unterschiede decken sich vollständig mit denjenigen, die wir zwischen dem Bau der Tube der reifen Maus und der Frau beobachten. Zwischen dem 21. und dem 28. Tage des postembryonalen Lebens erscheint die Tube der Maus bezüglich ihres Baues bis in die kleinsten Details genau in derselben Gestalt, wie sie Sobotta (34) bei geschlechtsreifen Weibchen beschrieben hat.

3. Die Gebärmutter (*Uterus*).

Ebenso wie in physiologischer Hinsicht muß der Uterus der Maus auch bezüglich seiner histologischen Struktur in zwei Abschnitte geteilt werden, von denen der erste von den beiden Hörnern, der zweite von dem übrigen unpaarigen Uterusteil gebildet wird. In physiologischer Beziehung besteht zwischen den beiden Abschnitten ein prinzipieller Unterschied. Während nämlich die Hörner die Funktion der eigentlichen Gebärmutter verrichten, in welcher die Embryonen zur Entwicklung gelangen, findet in dem unpaarigen Uterusteil, d. h. in dem zweiten Abschnitt, niemals eine Implantation von Embryonen statt. Diese Portion dient also einzig und allein als Ausführungsgang des Uterus. Was den histologischen Bau anbetrifft, so besteht keine scharfe Grenze zwischen den beiden Abschnitten, denn der eine Teil geht allmählich in den anderen über. Der Unterschied besteht darin, daß der zweite Abschnitt,

d. h. der unpaarige Uterusteil fast genau so gebaut ist wie die Scheide, was hauptsächlich in dem das Lumen auskleidenden Epithel zum Ausdruck kommt.

Bei der Besprechung des histologischen Baues des Uterus möchte ich lediglich den ersten Abschnitt desselben in Betracht ziehen; den Bau des zweiten Abschnittes werde ich dann zusammen mit dem Bau der Scheide erörtern.

Eine Beschreibung des Baues der Uterushörner bei geschlechtsreifen Weibchen finden wir bei einer ganzen Reihe von Autoren, wie z. B. Duval (**6**), Sobotta (**30**, **31**), Rathcke (**24**), Burckhard (**3**), Kolster (**15**) und anderen. In allgemeinen Umrissen stellt sich dieser Bau nach den angeführten Autoren folgendermaßen dar:

Das Lumen der Uterushörner ist eng, gewöhnlich exzentrisch gelegen und besitzt eine ganze Reihe von „Ausbuchtungen" [Sobotta (**32**, **33**, **35**, **36**), Rathcke (**24**), Burckhard (**3**)]. Sowohl das Lumen und seine Ausbuchtungen als auch die Uterusdrüsen sind mit einem hohen Zylinderepithel ausgekleidet, welches nach Duval (**6**), Sobotta (**34**) und Gage (**10**) niemals mit Flimmerhaaren versehen ist, während nach Rathcke (**24**) während der Brunst Flimmerhaare auf dem Epithel zum Vorschein kommen. Um auf diese Frage nicht mehr zurückzukommen, möchte ich hier gleich bemerken, daß ich mich der ersteren Ansicht anschließe, denn weder in der Brunstperiode noch in anderen Zeiten konnte ich Flimmerhaare im Uterus entdecken. Die Uterusdrüsen erscheinen in Gestalt von langen, spiral gewundenen Röhrchen, die mit einem Zylinderepithel ausgekleidet sind. Unter dem Epithel liegt das Bindegewebe der Schleimhaut, welche zahlreiche Leukocyten [Sobotta (**30**), Rathcke (**24**), Burckhard (**3**), Kolster (**15**)] und die zum ersten Male von Kolster (**15**) beschriebenen pigmenthaltigen Zellen („gelblich bis braun pigmentierte Zellen") enthält. Die Schleimhaut wird unmittelbar von einer Schicht von Ringmuskeln umgeben (*muscularis circularis*), die einen kompakten Ring um dieselbe bilden (Sobotta [**30**, **31**]). Außerhalb dieses Ringes liegt das Bindegewebe, welches zahlreiche und große Gefäße enthält. Es ist dies nach Sobotta (**30**, **31**) die Subserosa (*stratum subserosum*), welche von anderen Autoren als *stratum vasculare* bezeichnet wird. Weiter nach außen liegt eine Schicht von Längsmuskeln (*muscularis longitudina-*

lis), welche bei ausgereiften Weibchen an Stärke die Ringmuskelschicht übertrifft [Sobotta (30, 31)]. Schließlich umgibt den Uterus von außen, der Längsmuskelschicht direkt anliegend, die Serosa (*stratum serosum*), welche auf der einen Seite des Horns in das *Ligamentum latum* übergeht.

Auf die Literaturangaben hinsichtlich der Veränderungen der Uteruswand während der Gravidität und des Puerperiums gehe ich nicht weiter ein und möchte nur die wichtigsten Punkte bei der Besprechung der einzelnen Fragen anführen.

Indem ich nun zur Besprechung meiner eignen Beobachtungen übergehe, will ich mit der Darstellung der postembryonalen Entwicklung des Uterus beginnen. Dabei möchte ich hier gleich vorausschicken, daß alle in der Taf. XI. (Fig. 4 bis Fig. 13 inkl.) dargestellten Querschnitte unter derselben Vergrößerung gezeichnet sind. Wir können also aus denselben gewissermaßen Rückschlüsse auf die allmählich fortschreitenden Änderungen bezw. über die Schwankungen in der Stärke des Uterus in den verschiedenen Stadien der postembryonalen Entwicklung resp. in gewissen Perioden des Geschlechtslebens der Weibchen ziehen.

Bei neugeborenen Weibchen (Fig. 4) erscheint jedes Uterushorn in Gestalt eines Röhrchens, welches in seiner ganzen Länge ein enges, gänzlich homogenes Lumen besitzt. Wie aus Fig. 14 (*c. e.*) bei einer stärkeren Vergrößerung zu ersehen ist, ist dieses Lumen mit einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleidet. Die Kerne der Epithelzellen sind groß und etwas gestreckt; sie liegen parallel zur Längsachse der Zellen und sind gewöhnlich etwas nach der Basis der Zelle zu verschoben. Flimmerhaare besitzt das Epithel nicht.

Unter dem Epithel (Fig. 14) sehen wir eine aus Bindegewebszellen (*b*) bestehende Schicht. Die Kerne dieser Zellen sind ziemlich groß und bläschenförmig. Die Grenzen der Zellen selbst sind an meinen Präparaten nicht zu sehen.

Hinter dieser Schicht in der Richtung nach der Peripherie zu sieht man eine Reihe konzentrisch zum Lumen gelagerter Zellen (*a. m.*) mit langgestreckten Kernen. Die Lage dieser Zellen und die Form ihrer Kerne deuten auf die beginnende Differenzierung der Ringmuskelschicht (*muscularis circularis*). Unter dieser Muskelschichtanlage sieht man noch Bindegewebszellen, jedoch nur noch in unbeträchtlicher Menge. Von außen wird die Uteruswand vom Epithel der Serosa (*st. ser.*) umgeben. In der Uteruswand sieht man

noch, und zwar in ihrer ganzen Stärke mit Ausnahme des das Lumen auskleidenden Epithels, winzige kapillare Blutgefäße. Lymphgefäße gibt es nicht — wenigstens vermochte ich deren Anwesenheit an der Hand meiner allerdings nicht injizierten Präparate nicht nachzuweisen.

Uterusdrüsen sind bei neugeborenen Weibchen gleichfalls nicht vorhanden.

Wie aus obigem zu ersehen ist, befindet sich also die Uteruswand des neugeborenen Weibchens in bezug auf ihre histologische Differenzierung noch auf einer sehr niedrigen Entwicklungsstufe. Doch bereits am 7. Lebenstage des jungen Weibchens sehen wir beide Muskelschichten (*muscularis circularis* und *muscularis longitudinalis*) total differenziert. Zwischen den beiden Schichten tritt auch schon ganz deutlich die Subserosa (*stratum subserosum*) hervor. Somit hätten wir jetzt bereits alle hauptsächlichsten Schichten, welche die definitive Uteruswand bilden, ganz deutlich ausgebildet. Und zwar sind es: 1) die Schleimhaut: *mucosa uteri,* 2) die Ringmuskelschicht: *muscularis circularis,* 3) die Subserosa: *stratum subserosum,* 4) die Längsmuskelschicht: *muscularis longitudinalis* und 5) die Serosa: *stratum serosum.* Überdies sieht man, daß bis zum 7. Tage, von welchem der Querschnitt in Fig. 5 herstammt, das Uterushorn an Stärke zugenommen hat, wobei das schon mehr kreisförmige Lumen bedeutend weiter geworden ist. In seiner ganzen Länge ist es noch völlig homogen. In der ersten Hälfte des 8. Tages kann man beobachten, daß die Umrisse des Lumens, wie aus Fig. 6 zu ersehen ist, unregelmäßig-zackig geworden sind. Es bilden sich in demselben feine Ausbuchtungen, die mit ihren blinden Enden nach der Peripherie zu orientiert sind. Bei genauerer Betrachtung der Uterusschnitte vom Ende des 8. Tages und vom 9. Tage kann man feststellen, daß diese unregelmäßige Gestaltung des Lumens in der Entstehung der Anlagen für die künftigen Gebärmutterdrüsen seinen Grund hat. Die allerersten Anlagen derselben bilden sich nämlich bereits in der ersten Hälfte des 8. Tages. Sie erscheinen in Gestalt von trichterförmigen Einstülpungen des Epithels (*stratum epitheliale*) in das Bindegewebe der Schleimhaut (*membrana propria mucosae*). In dem der Bildung dieser Anlagen unmittelbar vorausgehenden Stadium begegnet man in den Zellen des das Uteruslumen auskleidenden Epithels zahlreiche Mitosen. Bei der Entstehung der Anlagen für die künftigen Uterusdrüsen ist also eines der Haupt-

momente die starke Vermehrung der Zellen des Epithels, welches die besagten Einstülpungen in das Innere des Bindegewebes bildet. Im Verlauf der weiteren Entwicklung trifft man Mitosen auch innerhalb der bereits gebildeten Einstülpungen an, aus denen durch weiteres selbständiges Wachstum lange Röhrchen mit engem Lumen entstehen. Schon nach 24 Stunden, d. h. am 9. Tage beginnen die Drüsenröhrchen spirale Windungen zu bilden, was aus den charakteristischen Bildern hervorgeht, welche die Querschnitte bieten. In diesem Stadium sind die Kerne der die Drüsenröhrchen auskleidenden Zellen stark nach der Zellenbasis zu verschoben. Dieselbe Lage der Kerne verbleibt auch noch in den Zellen der definitiven Drüsen und ist für dieselben stets äußerst charakteristisch. Dabei sind diese Kerne hier im Gegensatz zu den langgestreckten Kernen der das Uteruslumen auskleidenden Zellen von ausgesprochen runder Gestalt.

Das nächstfolgende Moment in der postembryonalen Entwicklung des Uterus ist das Auftreten von Lymphgefäßen innerhalb seiner Wandungen. Die Gegenwart von Lymphgefäßen innerhalb der Uteruswandungen konnte ich bei den Weibchen auf Grund meiner, wie oben erwähnt, nicht injizierten Präparate erst nach 14-tägigem postembryonalem Leben konstatieren. Sie erscheinen in Gestalt von engen, mit Endothel ausgekleideten Spalten, welche innerhalb der Subserosa zwischen der Längs- und der Ringmuskelschicht liegen. Bei der Betrachtung des Baues der Uteruswandungen bis zum Augenblick des Eintritts der ersten Trächtigkeit begegnete ich jedoch niemals Lymphgefäßen innerhalb der Schleimhaut. Die Verhältnisse liegen hier also anders als bei einer ganzen Reihe von Säugetieren mit Einschluß des Menschen. Von dem Augenblick des ersten Auftretens dieser Gefäße an wachsen dieselben außerordentlich langsam, wenn auch konstant, bis zum Eintritt der ersten Trächtigkeit. Die Hauptperiode ihres außerordentlich starken Wachstums ist aber wahrscheinlich die Zeit der ersten Gravidität. Wenn wir nämlich den Uterus einer geschlechtsreifen Maus vor der ersten Trächtigkeit (Fig. 9 oder 10) mit demjenigen eines Weibchens, welches bereits getragen hatte, vergleichen (Fig. 12 oder 13), so springt uns sofort der bedeutende Unterschied in der Zahl und Größe der Lymphgefäße *(v. l.)* in die Augen. Auf diese Verhältnisse werden wir übrigens am Ende dieses Abschnittes noch einmal zurückkommen.

Nach dem Erscheinen der Lymphgefäße finden wir also innerhalb der Uteruswandungen alle Grundelemente, aus denen sich die letzteren zusammensetzen. Die weitere Entwicklung der Uterushörner besteht eigentlich nur noch in dem weiteren Wachstum sowohl ihrer einzelnen Bestandteile als auch des Ganzen.

In Fig. 15 sehen wir ein Bild des Querschnittes, auf welchem bereits alle Elemente der Wandung des definitiven Uterus vertreten sind, wie er des öfteren von verschiedenen Autoren [Burckhard (3), Kolster (15), Sobotta (30, 31), Rathcke (24) und anderen] beschrieben worden ist.

Eine Zeitlang vor dem Eintritt der ersten Ovulation, ungefähr vom 30. Tage des postembryonalen Lebens ab, läßt sich indessen in dem das Uteruslumen auskleidenden Epithel eine starke Wucherung der Zellen wahrnehmen. Dieser Prozeß führt allmählich zu bedeutenden Änderungen in dem Bau der Schleimhaut und demzufolge auch in der Gestaltung des Lumens der Uterushörner. Infolge seiner außerordentlich starken Wucherung dringt das Epithel in das Innere des Bindegewebes der Schleimhaut ein und verursacht dadurch eine starke Faltenbildung in derselben. Bevor dieser Prozeß einsetzt, ist das Lumen der Uterushörner zwar unregelmäßig, jedoch in der ganzen Länge fast völlig homogen und erscheint im Querschnitt in der Gestalt, wie sie Fig. 7 zeigt. Dieser Querschnitt rührt von einer Maus her, welche am 28. Tage nach der Geburt getötet wurde. Die Form des Lumens ist selbstverständlich in der ganzen Hornlänge nicht überall genau die gleiche wie in der beigefügten Figur. Abweichungen, wenn sie auch noch so geringfügig sind, begegnet man fortwährend. Wenn wir jedoch den Uterus vom 30. Tage bis zum Eintritt der ersten Trächtigkeit betrachten, so bemerken wir außerordentlich frappante Änderungen der Querschnittbilder. In Fig. 8 haben wir den Querschnitt eines Uterushornes vom 40. Tage (d. h. 2 Tage vor der ersten Ovulation) vor uns. Die Schleimhaut zeigt hier eine ungemein starke Faltenbildung, während das Lumen infolge der nach allen Richtungen orientierten Ausbuchtungen stark verzweigt ist. Mitunter bilden sich sehr große Ausbuchtungen, welche parallel zum eigentlichen Uteruslumen laufen. Auf Querschnitten liefern sie alsdann — wie beispielsweise in Fig. 9 — ein scheinbares Bild eines zweiten Lumens. Hätten wir in diesem Falle nur diesen einen Schnitt vor uns, so wäre es uns direkt unmöglich zu entscheiden, ob es zwei Lumina sind oder

nicht. In Wirklichkeit ist das mit dem Buchstaben *l* bezeichnete das eigentliche Lumen, das mit *z* bezeichnete dagegen die blind auslaufende Ausbuchtung, wovon ich mich durch fortlaufende Betrachtung der aufeinander folgenden Schnitte überzeugen konnte.

Mitunter begegnet man wiederum auf einer gewissen Strecke solche Querschnitte, wie sie Fig. 10 zeigt, wo ein ungemein stark erweitertes, homogenes Lumen zu sehen ist. Der Grund dafür ist hier wieder in einer starken Wucherung des Epithels zu suchen, nur mit dem Unterschiede, daß die Wucherung hier offenbar über die ganze Fläche ganz gleichmäßig verlief, wodurch auch eine gleichmäßige Erweiterung des ganzen Lumens verursacht wurde.

Wenn man eine vollständige Serie von Schnitten des ganzen Uterushornes verfolgt, so trifft man meistenteils Bilder von der Art, wie sie die Figg. 8 und 9 darstellen, seltener dagegen solche, wie sie Fig. 10 zeigt.

Es muß hier gleich hervorgehoben werden, daß die Erscheinung der Vergrößerung des Uteruslumens allgemein und konstant ist, denn ich beobachtete sie bei allen Weibchen während der ersten Brunstperiode. Bei Weibchen, die nicht befruchtet wurden, konnte ich sie noch 6 Tage nach der ersten Ovulation beobachten.

In Anbetracht der soeben angeführten Tatsachen drängt sich uns sofort die Frage auf: welche Bedeutung kann wohl der obigen Erscheinung zukommen? Die Antwort darauf will ich später zu geben versuchen. Jetzt will ich im weiteren Verfolg unseres Themas den Bau der Uterusschleimhaut nach überstandener Gravidität, und zwar während des Puerperiums und in den darauffolgenden Perioden darstellen. Zum besseren Verständnis der dabei vor sich gehenden Erscheinungen möchte ich kurz daran erinnern, wie sich die allgemeine Struktur der Gebärmutter während des Endstadiums der Trächtigkeit darstellt.

Wie aus den Arbeiten verschiedener Autoren [Duval (**6**), Tafani (**40**), Sobotta (**34**, **33**, **32**) u. a.] bekannt ist, dauert die Trächtigkeit bei der Maus kaum 21 Tage, die Entwicklung und das Wachstum der Embryonen schreitet also außerordentlich rasch fort. In der zweiten Hälfte der Trächtigkeit werden die Uteruswände in der Umgebung eines jeden Embryos sehr stark gespannt, wovon die von D'Erchia (**7**) angegebenen Figuren (Textfiguren 22 und 26) oder die der Rathcke'schen (**24**) Arbeit beigefügten

Abbildungen (Figg. 3 und 5 auf Taf. XI) einen Begriff geben. Die Spannung der die Uteruswandungen bildenden Schichten ist dort ungemein stark, aus diesem Grunde ist auch die Oberfläche der Schleimhaut völlig glatt und die Epithelzellen werden fast gänzlich abgeplattet. Sobald jedoch die Embryonen während des Wurfs aus dem Uterus herausbefördert worden sind, tritt eine starke Kontraktion der Wandungen der Uterushörner ein, was eine außerordentlich starke Faltenbildung in der Uterusschleimhaut zur Folge hat [Burckhard (4), Duval (6), Rathcke (24), Strahl (38)]. Die Epithelzellen erlangen dann ihre ursprüngliche zylindrische Gestalt wieder. Das Bild eines Querschnittes des Uterus 3—6 Stunden nach dem Wurf zeigt Fig. 11, wo die vom Epithel durch Placentaabklebung entblößte Stelle *(pl.)* wahrnehmbar ist. Auf die sich während des Puerperiums an der Placentarstelle abspielenden Vorgänge gehe ich hier nicht näher ein, da diese Erscheinungen bereits von Strahl (38), Rathcke (24) und Burckhard (4) beschrieben wurden. Eine so starke Faltung der Schleimhaut, wie sie in Fig. 11 vorhanden ist, sehen wir außer dieser Periode niemals. Ich möchte hier gleich daran erinnern, daß nach den Feststellungen von Tafani (40) und Sobotta (34) bei der Maus schon an demselben Tage, an welchem der Wurf stattfindet, auch die Ovulation eintritt, so daß das Weibchen sich sogleich in der Brunstperiode befindet. An diesem Tage kann also auch die Befruchtung stattfinden und schon nach vier Furchungstagen wird das Ei in der Uteruswand implantiert. Möglich ist dies bei der Maus aus dem Grunde, weil, wie wir aus den Arbeiten von Burckhard (4), Rathcke (24) und Strahl (38) wissen, die eigentlichen puerperalen (regenerativen) Prozesse bereits am 4. Tage nach dem Wurf fast beendet sind. In dieser Zeit verschwinden allmählich die Schleimhautfalten und der ganze Uterus nimmt an Volumen beträchtlich ab. Wenn wir des weiteren solche Weibchen untersuchen, welche nach dem Wurf zur Kopulation nicht zugelassen wurden, so sehen wir, daß die Abnahme des Uterusvolumens auch noch nach der eigentlichen Puerperalperiode immer weiter fortschreitet. Der Uterus erleidet eine Art von Involution, welche ihr Maximum zwischen dem 7. und dem 12. Tage nach dem Wurf erreicht (Fig. 12). Der hier dargestellte Querschnitt eines Uterushornes ist $7^1/_2$ Tage post partum aufgenommen.

Was die Schleimhaut anbelangt, so ist sie in der ganzen Länge

des Uterushornes, von dem der Querschnitt in Fig. 12 stammt, vollständig glatt, und das Lumen weist keine Ausbuchtungen auf.

Verfolgen wir weiter den Bau des Uterus, nachdem er den Höhepunkt der Involution erreicht hat, so können wir feststellen, daß er gleichsam von neuem allmählich zu wachsen beginnt, um schließlich während der nächsten Brunstperiode ungefähr die beispielsweise aus Fig. 13 ersichtlichen Dimensionen und Gestalt zu erlangen. Noch mehr Beachtung verdient, daß hier wieder die Schleimhaut stark gefaltet und das Lumen durch Ausbuchtungen stark verzweigt ist. Dieser Querschnitt stammt von einem 22 Tage nach dem Wurf, also 1 Tag nach der Ovulation getöteten Weibchen. Die Erscheinung, die wir hier beobachten, ist ganz analog derjenigen, die wir während der ersten Brunstperiode gesehen haben. Auch die Ursache ist dieselbe. Durch Beobachtung der Übergangsstadien konnte ich nämlich feststellen, daß ungefähr zwischen dem 12. und dem 15. Tage nach dem Wurf die Zellen des das Uteruslumen auskleidenden Epithels stark zu wuchern beginnen. Die unmittelbare Folge davon äußert sich schon nach einigen Tagen in der Faltung der Schleimhaut und der Bildung von Ausbuchtungen wie in Fig. 13. Wir gelangen somit zu der Schlußfolgerung, daß *vor jeder Brunstperiode, sofern ihr nicht unmittelbar die Gravidität vorausgeht, die Epithelzellen sich energisch vermehren und dadurch eine starke Faltung der Schleimhaut verursachen.* Diese Erscheinung wiederholt sich also zyklisch. Es fragt sich nun, welche Bedeutung sie hat. Meiner Ansicht nach *handelt es sich hier um eine Ansammlung eines größeren Vorratsquantums an Epithel für die Trächtigkeitsperiode.* Dieses Vorratsmaterial schützt nämlich das das Uteruslumen auskleidende Epithel vor dem Platzen, was andernfalls infolge des durch die außerordentlich rasch wachsenden Embryonen ausgeübten Druckes unausweichlich eintreten müßte. Folgt aber auf eine Gravidität unmittelbar die folgende, so ist das nötige Vorratsquantum an Epithel bereits aufgestapelt.

Bei der weiteren Schilderung des Uterusbaues muß ich noch einmal auf die Lymphgefäße zurückkommen, deren Bedeutung und Aufgabe im Uterus der Maus bisher von keinem der Autoren besprochen worden ist. Wie ich bereits oben hervorgehoben habe, wachsen diese Gefäße während der postembryonalen Entwicklung

außerordentlich langsam. Unmittelbar nach dem Wurf dagegen erreichen sie direkt riesige Dimensionen. Daraus kann man schließen, daß ihr stärkstes Wachstum hauptsächlich auf die Periode der ersten Trächtigkeit fällt. In Fig. 15 sehen wir die Querschnitte zweier Lymphgefäße *(v. l.)* aus dem Uterus einer Maus vom dritten Tage nach der ersten Ovulation. Fig. 16 zeigt dagegen unter der gleichen Vergrößerung den Querschnitt eines Lymphgefäßes 6—10 Stunden nach dem Wurf. Sowohl vor als auch nach der Gravidität findet man selbstverständlich Schnitte von verschiedener Größe, darum habe ich zum Vergleich unter den in diesen beiden Perioden beobachteten Querschnitten womöglich die größten gewählt. Schon auf den ersten Blick fällt hier der bedeutende Unterschied in der Größe der beiden Präparate auf. Es muß aber auch gleich bemerkt werden, daß man so großen Lymphgefäßen, wie das in Fig. 16 dargestellte, nur während des Puerperiums begegnet. Nach dem Puerperium gehen sie allmählich zurück, ohne aber je wieder zu der Größe, die sie vor der ersten Trächtigkeit hatten, zurückzukehren. Unter derselben Vergrößerung wie die Figg. 15 und 16 ist auch Fig. 17 aufgenommen, in welcher die Querschnitte zweier Lymphgefäße des Uterus einer Maus zu sehen sind, die 22 Tage nach dem Wurf getötet wurde. Sie sind hier zwar weit kleiner als während des Puerperiums, immerhin aber noch bedeutend größer als vor der ersten Trächtigkeit[1]).

Schon die Tatsache, daß die Gefäße während des Puerperiums am stärksten entwickelt sind, legt die Vermutung nahe, daß ihre Hauptfunktion gerade auf diese Periode fällt. Die eingehendere Untersuchung der diesbezüglichen Präparate hat auch neue Beweise für die Richtigkeit dieser Vermutung geliefert.

Wie ich bereits oben gesagt habe, liegen die Lymphgefäße bis zum Eintritt der ersten Trächtigkeit ausschließlich in der Subserosa zwischen den beiden Muskelschichten. Innerhalb der Schleimhaut begegnete ich dagegen diesen Gefäßen niemals bis zu jenem Zeitpunkte. Anders verhält sich die Sache während des Puerpe-

[1]) Ich möchte hier noch einmal bemerken, daß ich mich bei der Herstellung meiner Präparate nicht der Injektionsmethode bedient habe. Indessen liefern hier die in Rede stehenden Lymphgefäße (bei Anwendung der üblichen histologischen Methoden) auf den Querschnitten — wie aus den beigefügten Figuren zu ersehen ist — so klare und charakteristische Bilder, daß über den Charakter derselben nicht der geringste Zweifel bestehen kann.

riums. An Präparaten aus dieser Periode stößt man nämlich auf Bilder, wie sie die Figg. 18 und 19 darstellen. Auf beiden Figuren ist eine ganze Reihe in dem Schnitt getroffener Lymphgefäße *(v. l.)* sichtbar, welche in der Subserosa zwischen den Muskelschichten liegen. In Fig. 18 (2—3 Stunden nach dem Wurf) sehen wir aber überdies noch ein Gefäß ($v.\ l._1$), welches zwischen die gelockerten Fasern der Ringmuskelschicht (*m. c.*) eindringt. Während das eine Ende dieses Gefäßes noch in der Subserosa (*st. v.*) liegt, berührt das andere fast schon die Schleimhaut (*m. u.*). Auf dem zweiten, 6—10 Stunden nach dem Wurf aufgenommenen Querschnitt (Fig. 19) sehen wir schon eine ganze Reihe von Lymphgefäßen ($v.\ l._1$) innerhalb der Ringmuskelschicht und, was noch interesanter ist, wir bemerken hier Lymphgefäße ($v.\ l._2$) sogar schon innerhalb der Schleimhaut. Wenn man die aufeinanderfolgenden Schnitte genau verfolgt, so kann man den Nachweis führen, daß die innerhalb der Muskelschicht und der Schleimhaut liegenden Gefäße mit den in der Subserosa liegenden kommunizieren. Aus der Betrachtung einer sehr großen Menge von Querschnitten habe ich den Eindruck erhalten, als ob die Lymphgefäße in die Muskelschicht und durch diese hindurch in die Schleimhaut direkt mechanisch eingepreßt würden. Und zwar geschieht das infolge der starken Kontraktion der Uteruswände und dann auch dadurch, daß die Ringmuskelschicht unmittelbar nach dem Wurf, aber noch vor dem Eindringen der Lymphgefäße außerordentlich stark gelockert ist. Wir sehen dies sofort, wenn wir die Figg. 18 und 17 miteinander vergleichen.

Sowohl innerhalb der Schleimhaut als auch innerhalb der Muskelschicht ist die Gegenwart der Lymphgefäße nur von sehr kurzer Dauer, sie bleiben dort nur während der ersten zwei Tage des Puerperiums bestehen. Im übrigen ist es bereits am zweiten Tage ziemlich schwer, die Kommunikation dieser Gefäße mit den in der Subserosa liegenden nachzuweisen. Dies mag wohl darauf zurückzuführen sein, daß die Ringmuskelschicht sehr schnell wieder in ihren normalen Zustand zurückkehrt, in welchem sie — wie Fig. 22 zeigt — eine äußerst kompakte Masse bildet. Nach dem dritten Tage des Puerperiums treffen wir in der Schleimhaut nur Spuren von Lymphgefäßen an, am 4. Tage post partum sehen wir sie gar nicht mehr. Es muß also nochmals ausdrücklich betont werden, daß nur während der ersten Hälfte des Puerperiums Lymphgefäße in der Schleimhaut vorhanden sind, daß sie dagegen außerhalb dieser Pe-

riode dort niemals auftreten. Somit fällt die Hauptrolle der Lymphgefäße in der Uterusschleimhaut der Maus auf die Periode des Puerperiums, was wahrscheinlich mit dem Tempo der Regenerationsprozesse im Zusammenhang steht.

Die soeben erörterte Frage der Lymphgefäße bei der Maus ist meines Wissens in der bisherigen Literatur nicht behandelt worden. Doch weisen die Untersuchungen, die den Uterus des Menschen und vieler anderer Säugetiere zum Gegenstand haben, darauf hin, daß die Hauptrolle der Lymphgefäße hier auf die Trächtigkeitsperiode fällt. So hat z. B. Kolster (**13**, **14**, **16**) gezeigt, daß bei einer ganzen Reihe von Indeciduaten (Pferd, Rind, Schaf, Schwein, Rothirsch und *Rangifer tarandus*) die Lymphgefäße schon in der ersten Brunstperiode sich innerhalb der Uterusschleimhaut befinden und daß sie bei diesen Tieren ein besonders starkes Wachstum während der Trächtigkeit erfahren. Aus diesem Grunde schreibt auch dieser Autor den Lymphgefäßen eine nicht unbedeutende Rolle in denjenigen Prozessen zu, welche auf die Ernährung der im Uterus sich entwickelnden Embryonen gerichtet sind („in der Embryotrophe“). Aber auch außerhalb der Graviditätsperiode treten die Lymphgefäße innerhalb der Schleimhaut konstant sowohl bei den angeführten Tieren als auch beim Menschen auf. Bei der Maus sehen wir also eine gewisse Abweichung von der für eine ganze Reihe anderer Säuger gültigen Regel.

4. Die Scheide (*Vagina*).

Die Scheide kommuniziert bekanntlich mit der Außenwelt unmittelbar. Diese Kommunikation ist aber bei der Maus nicht beständig, vielmehr öffnet sich nach den Feststellungen von Sobotta (**34**) bei geschlechtsreifen Weibchen die Scheidenmündung nur für eine kurze Zeit vor der Ovulation, um bald nach der Ovulation für die ganze Trächtigkeitsperiode wieder zu verwachsen. Wie aus meinen Präparaten hervorgeht, ist auch bei neugeborenen Weibchen die kaudale Scheidenpartie unzugänglich, welcher Zustand während der ganzen Periode der postembryonalen Entwicklung anhält. Ihre Mündung öffnet sich erst kurze Zeit vor der ersten Ovulation und bleibt während der ganzen Brunstperiode offen. Außerhalb der Brunstperiode kann man somit von der Scheide als einem Kanal mit Innenlumen füglich nur in bezug auf ihren oberen Teil spre-

chen. In diesem Teil muß man ferner zwei Abschnitte unterscheiden, und zwar: 1) den Abschnitt, der den Uterus umfaßt und der, wie wir aus dem ersten Kapitel wissen, zwei Lumina besitzt, und 2) den mittleren, längsten Abschnitt, welcher sich von der Uterusmündung bis zu derjenigen Stelle erstreckt, von welcher ab die Unzugänglichkeit der Scheide beginnt. Dieser zweite Abschnitt bildet sozusagen den Scheidenstamm, welcher stets und beständig ein deutliches, einfaches Lumen aufweist.

Durch Beobachtung der fortschreitenden Entwicklung der Scheide in ihrer ganzen Länge habe ich festgestellt, daß derjenige mittlere Teil, den ich Scheidenstamm nenne, bezüglich der Form seines Lumens eine ganze Reihe sehr charakteristischer Änderungen durchmacht. Diese Änderungen sind natürlich auf die Struktur der dieses Lumen bildenden Wände zurückzuführen.

Bei neugeborenen Weibchen (Fig. 20) ist das Lumen des Scheidenstamms eng, im Querschnitt halbmondförmig und in seiner ganzen Länge einheitlich. Schon in den ersten Tagen der Entwicklung wachsen die Scheidenwände sehr schnell, wodurch das Lumen beträchtlich weiter wird und eine rundliche Form annimmt (Fig. 21). In dieser Figur sehen wir den Querschnitt der Scheide einer Maus 7 Tage nach der Geburt (gezeichnet unter derselben Vergrößerung wie der vorhergehende Querschnitt). Diese Form behält das Lumen des Scheidenstamms ungefähr bis zum 14. Lebenstage des Weibchens bei, wobei er sich infolge des weiteren Wachstums der Scheidenwände noch mehr erweitert. Zwischen dem 14. und dem 18. Lebenstage wird das Lumen unregelmäßig, und zwar infolge der nunmehr beginnenden Faltenbildung in den Wänden. Die Falten verlaufen hier längs des ganzen Scheidenstamms; sie verdanken ihre Entstehung dem Umstand, daß die der Scheide benachbarten Organe der gleichmäßigen Ausdehnung der rasch wachsenden Wände im Wege stehen. In Fig. 22 ist ein Querschnitt des Scheidenstamms vom 25., in Fig. 23 ein solcher vom 30. Lebenstage eines jungen Weibchens dargestellt. Aus dem Vergleich dieser Querschnitte ersieht man, daß mit fortschreitendem Wachstum die Scheidenwände eine immer stärkere Faltung und das Lumen immer tiefere Verzweigungen erfahren. Ein solcher Zustand währt ungefähr bis zum 35. Tage des postembryonalen Lebens, worauf dann ziemlich rasch gleichsam eine Glättung dieser zahlreichen Falten eintritt und der Scheidenstamm im Querschnitt ein Bild liefert, wie es in Fig. 24

zu sehen ist. Dieser Querschnitt stammt von einem 43 Tage alten, d. h. geschlechtsreifen Weibchen her, welches vor ungefähr 24 Stunden die erste Ovulation durchgemacht hat. Zur Kopulation wurde jedoch dieses Weibchen nicht zugelassen. Eine solche Gestaltung der Scheidenstammwände, wie wir sie hier (Fig. 24) sehen, tritt schon einige Tage vor der Ovulation ein und hält noch mehrere Tage nach derselben (Brunstperiode) an. Die Struktur der Wände paßt sich hier gleichsam der Lage der benachbarten Organe an, insbesondere der Lage des Rektums (*r.*) und der Urethra (*ur.*). Diese beiden Organe werden nämlich bis zu einem gewissen Grade in den Bereich der Wandungen der Scheide gezogen, welche im Querschnitt ein Bild zweier Paare Ausstülpungen liefert. Die größeren, dorsalen Ausstülpungen (*c. d.*) umfassen lateral den Mastdarm, während die kleineren, ventralen (*c. v.*) die Urethra umfassen. Ich muß hier gleich vorausschicken, daß eine derartige Gestaltung der Scheidenstammwandungen, wie sie auf dem in Fig. 24 dargestellten Querschnitt zu sehen ist, während der ersten Brunstperiode konstant ist und bei allen in dieser Periode untersuchten Weibchen auftritt.

Doch schon 6 Tage nach der ersten Ovulation (Fig. 25) sieht man in der Gestaltung der Scheidenwände eine gewisse Änderung. Das Weibchen, von welchem das Präparat herrührt, wurde zur Kopulation nicht zugelassen. Zwar ist die Grundform, wie sie während der Brunstzeit besteht, erhalten geblieben, jedoch sieht man auch schon größere und kleinere, längs des ganzen Scheidenstamms verlaufende Falten.

Weitere Stadien nach der ersten Ovulation (ohne Befruchtung) habe ich nicht untersucht, ebensowenig habe ich die Trächtigkeitsperiode studiert. Dagegen bin ich den Änderungen im Bau der Scheide von Weibchen, welche getragen hatten, nachgegangen, und zwar vom Augenblick des Wurfs an bis zur nächsten Brunstperiode inklusive.

Unmittelbar nach dem Wurf ist die Form des Scheidenstamms im Prinzip genau die gleiche, wie die zuletzt beschriebene vom 6. Tage nach der ersten Ovulation. Ich kann also davon Abstand nehmen, eine besondere Figur hier anzugeben, da Fig. 25 fast völlig den aus dieser Periode stammenden Querschnitten entspricht. Die Faltung der Wände ist hier nur noch etwas deutlicher ausgeprägt. Es muß noch bemerkt werden, daß die Grundform, die wir wäh-

rend der ersten Brunstperiode gesehen haben, auch hier erhalten ist. Meine Untersuchung der Scheidenstruktur bestätigt also die von Tafani (40) und Sobotta (34) auf anderem Wege festgestellte Tatsache, daß das Weibchen unmittelbar post partum sich in der Brunstperiode befindet.

Wird nun das Weibchen nach dem Wurf zur Kopulation nicht zugelassen, so beobachten wir bezüglich der Scheide eine analoge Erscheinung, wie wir beim Uterus gesehen haben, und zwar vollzieht sich auch hier eine allmähliche Involution des ganzen Organs. Dies kommt hauptsächlich in dem histologischen Bau des das Scheidenlumen auskleidenden Epithels zum Ausdruck, doch will ich Näheres darüber erst weiter unten berichten. Am weitesten vorgeschritten ist die Involution der Scheide, ähnlich wie diejenige des Uterus, zwischen dem 7. und 12. Tage nach dem Wurf. Dies läßt sich schon bei einer makroskopischen Betrachtung dieses Organs feststellen. Einen Querschnitt des Scheidenstamms aus dieser Periode sehen wir in Fig. 26, welche im Vergleich mit den Figg. 24 und 25 ein gänzlich abweichendes Gesamtbild bietet. Auch möchte ich gleich bemerken, daß die Figg. 20 bis 27 inkl. alle in gleicher Vergrößerung gezeichnet sind. Ein Vergleich der Fig. 26 mit den Figg. 24 und 25 zeigt also ganz deutlich die starke Reduktion und die beträchtlichen Änderungen in der allgemeinen Gestaltung, welche der Scheidenstamm während der Involutionsperiode erleidet.

Verfolgen wir nun weiter den Bau des Scheidenstamms nach dem Maximum der Involution, so sehen wir, daß derselbe gleichsam von neuem allmählich wieder zu wachsen beginnt, um schließlich während der neuen Brunstperiode die aus Fig. 27 ersichtliche Form und Dimension zu erlangen. Dieser Querschnitt stammt von einer Maus her, welche 22 Tage nach dem Wurf, also einen Tag nach der Ovulation getötet wurde. Der Bau der Scheidenstammwandungen ist hier fast identisch mit demjenigen, den wir während der ersten Brunst in Fig. 24 gesehen haben; die geringen Unterschiede kommen hier nicht in Betracht.

Mithin erreicht der Scheidenstamm während jeder Brunst, ohne Rücksicht darauf, ob derselben eine Trächtigkeit vorausgegangen ist oder nicht, das Maximum seiner Entwicklung, was — wie wir gesehen haben — schon in dem Gesamtbilde der Querschnitte (Figg. 24, 25 und 27) sehr deutlich zum Ausdruck gelangt. Während aber in denjenigen Fällen, in wel-

chen der Brunst die Trächtigkeit unmittelbar vorausgegangen ist, die Scheidenwände etwas gefaltet sind (Fig. 25), sind sie in allen anderen Fällen fast vollständig glatt. Des weiteren haben wir auch gesehen, daß in einer gewissen Periode der Scheidenstamm eine weitgehende Involution erleidet (Fig. 26). Dabei liegt es auf der Hand, daß zwischen der Periode der höchsten Entwicklung und derjenigen der stärksten Involution Übergangsstadien existieren, welche diese beiden Kulminationsperioden miteinander verbinden.

Bezüglich einer ganzen Reihe von Säugetieren haben Moreau (**21**), Salvioli (**26**), Retterer (**25**), Lataste (**18**)[1]) und Königstein (**17**) dargetan, daß das Epithel, mit welchem das Scheidenlumen ausgekleidet ist, im Geschlechtsleben reifer Weibchen zyklisch wiederkehrende Änderungen erfährt. Wie aus den oben angeführten Tatsachen hervorgeht, erstreckt sich diese Zyklizität auch auf den allgemeinen Bau des Scheidenstamms. Es zeigt sich dabei — was ich hier nur nebenbei bemerken möchte — daß die zyklische Veränderlichkeit, die in dem allgemeinen Aussehen der Scheide zum Ausdruck kommt, in innigem Zusammenhange steht mit den Umwandlungen, welche das Epithel erleidet.

Von den oben zitierten Autoren haben Moreau (**21**) und Salvioli (**26**) zuerst darauf hingewiesen, daß das Epithel, welches die Scheide auskleidet, bei gewissen Tieren (u. a. bei der Maus) nach Maßgabe der sexuellen Funktionen alteriert wird. Während wir nämlich in einigen Perioden dort ein mehrschichtiges Pflasterepithel sehen, ist es wiederum zu anderen Zeiten als Schleim sezernierendes Zylinderepithel vorhanden. Später befaßten sich mit dieser Frage Retterer (**25**) und Lataste (**18**) und zuletzt auch Königstein (**17**). Ohne auf die näheren Details ihrer Untersuchungsresultate einzugehen, will ich nur feststellen, daß bezüglich des allgemeinen Verlaufs der Änderungen, welche das Epithel der Nager (die uns hier am meisten interessieren) erleidet, die Ansichten dieser Autoren miteinander stimmen. Danach ändert sich während des Geschlechtslebens der Weibchen das Scheidenepithel fortwährend und zyklisch („rhythme vaginal"), indem es in zwei Grundformen auftritt: 1) als vielschichtiges, verhorntes Pflasterepithel (Epidermis) und 2) als geschichtetes, Schleim sezernierendes Zylinderepithel

[1]) Die Arbeiten von Moreau, Salvioli, Retterer und Lataste waren mir nur aus den Angaben Königstein's (17) und aus zwei Referaten bekannt.

(„verschleimtes Zylinderepithel“); zwischen diesen beiden Grundformen besteht natürlich eine ganze Reihe von Übergängen. Obige Tatsachen beziehen sich selbstverständlich auf geschlechtsreife Tiere, bei denen der besagte Scheidenrhythmus — „rhythme vaginal“ — den allgemeinen Geschlechtsrhythmus — „rhythme génital“ — begleitet.

In meinen Untersuchungen über den histologischen Bau der Scheide habe ich außer den mit dem Geschlechtsleben der Weibchen in Verbindung stehenden Perioden auch die postembryonale Entwicklung berücksichtigt.

Die Wandungen der definitiven Scheide bestehen aus drei Grundschichten, und zwar 1) aus der Schleimhaut *(stratum mucosum)*, 2) der Ringmuskelschicht (*muscularis circularis*) und 3) der äußeren Bindegewebshaut (*tunica fibrosa* oder *adventicia*). Alle drei Schichten sind bereits in der Scheidenwand des neugeborenen Weibchens auf der ganzen Länge dieses Organs vorhanden. Während aber die zwei letzten Schichten zur Zeit der postembryonalen Entwicklung eigentlich nur noch weiter wachsen, erleidet die erste Schicht, d. h. die Schleimhaut, außerdem noch eine ganze Reihe struktureller Änderungen.

In der Schleimhaut der Scheide werden bekanntlich zwei Schichten unterschieden: 1) die bindegewebige Schleimschicht (*membrana propria mucosae*) und 2) das Epithel (*stratum epitheliale*). Was die Bindegewebsschicht anbelangt, so besteht sie bei neugeborenen Weibchen (Fig. 28) aus rundlichen, sehr dicht gelagerten Zellen, deren Grenzen sehr undeutlich hervortreten. Mit fortschreitender Entwicklung treten die Zellen gleichsam immer weiter auseinander, so daß schließlich bei geschlechtsreifen Weibchen das Bindegewebe wie in Fig. 29 erscheint. Das so gebaute Bindegewebe der Schleimhaut erleidet im späteren Leben keine Änderungen mehr.

Das Epithel der Scheide neugeborener Weibchen besteht aus zwei Schichten zylindrischer Zellen (Fig. 30). Die Kerne dieser Zellen sind oval und liegen parallel zur Längsachse der letzteren. Die zahlreichen Mitosen dieses Epithels zeugen von einer energischen Vermehrung der Zellen, was zur Folge hat, daß schon ungefähr am 3. Tage des extrauterinen Lebens das Scheidenepithel aus mehreren Schichten von Zellen besteht. Dieselben nehmen jetzt eine mannigfaltige, unregelmäßige Gestalt an (Fig. 31). Charakteristisch ist dabei der Umstand, daß die freie Oberfläche dieses

mehrschichtigen Epithels uneben ist, da verschiedene Zellengruppen über die anderen hinaus in das Lumen hineinragen. Daher erscheint auf Querschnitten — wie beispielsweise in Fig. 31 — die Linie der dem Lumen zugewandten Oberfläche wie zerfetzt. In dieser Gestalt sehen wir das Epithel ungefähr vom 3. bis zum 18. Tage des extrauterinen Lebens. Zwischen dem 18. und 25. Tage (Fig. 32) nimmt schon das Epithel die Gestalt eines gewöhnlichen, mehrschichtigen Pflasterepithels mit völlig glatter Oberfläche an. Vom 25. Tage ab tritt aber in demselben eine ganze Reihe von Prozessen ein, welche zu seiner gänzlichen Umgestaltung führen. Vor allem beobachten wir eine Anzahl von Änderungen in den Zellen der obersten, dem Lumen zugewandten Schicht. Aus Fig. 33 ersehen wir, daß die Kerne dieser Zellen kompakter werden, so daß sie sich intensiver färben als die Kerne der darunter liegenden Zellen. Im weiteren Verlauf schrumpfen sie gleichsam immer mehr zusammen, um sich schließlich in dunkle, unregelmäßige, sehr häufig verzweigte Klümpchen zu verwandeln. Auf Präparaten, die mit Eosin vorgefärbt wurden, sieht man um diese Zeit das Protoplasma gewissermaßen allmählich verblassen, indem es den Farbstoff immer schwerer aufnimmt. Die Zellen selbst nehmen sehr rasch an Größe zu, um schließlich die aus Fig. 34 (*muc.*) ersichtliche Gestalt zu erlangen. Durch Färbung der Präparate mit Mucikarmin konnte ich mich überzeugen, daß diese Zellen (*muc.*) von verändertem Aussehen mit Schleim gefüllt sind. Wir hätten es also hier mit einer Umwandlung gewöhnlicher Epithelzellen in Schleimzellen zu tun. Diese Zellen können dann weiter mehrere, unregelmäßig übereinander gelagerte Schichten bilden. Unter dieser nunmehr aus Schleimzellen bestehenden Schicht sehen wir bis zum 30. Tage immer noch dasselbe Pflasterepithel (*pf. e.* in Fig. 34). In der Folgezeit aber, und zwar zwischen dem 30. und 40. Tage des postembryonalen Lebens, erleidet auch dieses Epithel eine Umwandlung, jedoch nicht in Schleimzellen, sondern in die für Säugetiere typische Epidermis. So sehen wir beispielsweise bereits am 40. Tage eine vollständig charakteristische Epidermis (Fig. 35), welche aus 5 Schichten besteht: 1) *stratum cylindricum* (*st. c.*), 2) *stratum spinosum* (*st. s.*), 3) *stratum granulosum* (*st. g.*), 4) *stratum lucidum* (*st. l.*) und 5) *stratum corneum* (*st. cor.*) Am frühesten erscheint das *stratum cylindricum*, worauf die folgenden Schichten eine nach der anderen der Reihe nach gebildet werden. Am spätesten also, nämlich um

den 40 Tag, kommt das *stratum corneum* zum Vorschein, über welchem noch eine Schicht von Schleimzellen (*muc.* in Fig. 35), wenn auch nur kurze Zett hindurch, lagert. Das *stratum corneum* nimmt aber sehr rasch an Stärke zu, worauf seine obersten Blättchen sich abzuschuppen und abzufallen beginnen. Sobald aber die ersten Corneumschuppen abspringen, muß gleichzeitig mit ihnen auch die darüberliegende Schleimzellenschicht abfallen. Auf diese Weise ist also jetzt das das Scheidenlumen auskleidende Epithel durch eine typische Epidermis vollständig ersetzt. Solch einen Zustand sehen wir ungefähr vom 40. bis zum 43. Lebenstage des jungen Weibchens bestehen. Nun wissen wir aber, daß gerade in diese Zeit die erste Brunstperiode fällt, wo der Scheidenstamm bezüglich seines allgemeinen Baues zum ersten Male den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht (vergl. S. 383 und Fig. 24). Die Tatsache, daß das Epithel, welches das Scheidenlumen auskleidet, während der Brunst in Gestalt der Epidermis erscheint, ist schon von den oben zitierten Autoren [Moreau (**21**), Lataste (**18**), Retterer (**25**), Salvioli (**27**) und Königstein (**17**)] berichtet worden. Dabei geben die besagten Forscher an, daß die Epidermis während jeder Brunst auftritt, was ich auf Grund meiner eigenen Präparate nur bestätigen kann. Ich muß jedoch gleich bemerken, daß, sofern einer Brunstperiode die Trächtigkeit unmittelbar vorausgegangen ist, die Epidermis, wenigstens bei der Maus, ein etwas anderes Aussehen hat, als es sonst der Fall ist. Es fehlen nämlich unmittelbar nach dem Wurf in der Scheidenepidermis zwei Schichten, und zwar die Hornschicht (*str. corneum*) und die glänzende Schicht (*str. lucidum*). Dafür sehen wir direkt über dem *Stratum granulosum* eine Schicht von Schleimzellen. Auch will ich noch bemerken, daß ein solcher Bau der Epidermis auch kurz nach jeder Ovulation vorhanden ist [was schon Lataste (**18**) beobachtet hat]. Unter meinem Material konnte ich diese Tatsache bei einer Maus feststellen, welche 6 Tage nach der ersten Ovulation getötet wurde. Es ist möglich, daß gerade infolge dieses Unterschiedes im Bau der Epidermis auch die allgemeine Gestaltung der Scheidenstammwände verschieden ist. Wir haben nämlich oben (S. 383) gesehen, daß 6 Tage nach der ersten Ovulation die Scheidenstammwände bereits eine geringe Faltenbildung aufweisen (vergl. Fig. 25 mit Fig. 24). Dasselbe betrifft auch, wie ich (S. 383) hervorgehoben habe, die Scheide des Weibchens unmittelbar nach dem Wurf, d. h. in der Brunst-

periode, welcher unmittelbar die Trächtigkeit vorausgegangen war. Man kann also annehmen, daß überall da, wo die Wandungen vollständig glatt sind (Figg. 24 und 27), dies auf die Hornschicht der Epidermis (*stratum corneum*) zurückzuführen ist, welch erstere gewissermaßen ein die Scheidenwände in Spannung erhaltendes Skelett bildet.

Von einer eingehenden Schilderung weiterer Änderungen, welche das Scheidenepithel bei geschlechtsreifen Weibchen in zyklisch wiederkehrenden Perioden erfährt, will ich Abstand nehmen. Die diesbezüglichen Erscheinungen sind nämlich bereits von den oben angeführten Autoren beschrieben worden. Auf einige Punkte möchte ich jedoch wenigstens im allgemeinen hinweisen. Wir haben oben gesehen, daß in dem Scheidenstamm nach dem Wurf eine allmähliche Involution dieses Organs stattfindet. Den Höhepunkt erreicht die Involution zwischen dem 7. und dem 12. Tage nach dem Wurf (Fig. 26). Aus genauen mikroskopischen Beobachtungen geht hervor, daß auch das Epithel, mit welchem das Scheidenlumen ausgekleidet ist, zu dieser Zeit ebenfalls eine Involution erfährt. Und zwar äußert sich dieselbe darin, daß die obersten Epithelschichten eine nach der anderen abgestoßen werden und schließlich zwischen dem 7. und dem 12. Tage nach dem Wurf nur noch zwei Reihen von Zellen verbleiben. Somit entspricht das Maximum der Involution des Epithels dem Maximum der Involution im allgemeinen Bau des Scheidenstamms. Das gleiche gilt, wie wir bereits wissen, von dem Maximum der Entwicklung. Damit gelangen wir schließlich zu der Schlußfolgerung, daß der Zyklus von Änderungen, welcher in dem allgemeinen Bau des Scheidenstamms zutage tritt, in inniger Verbindung steht mit dem Zyklus der aufeinanderfolgenden Änderungen innerhalb des das Scheidenlumen auskleidenden Epithels.

Die bisher besprochenen Tatsachen beziehen sich, was ich des öfteren hervorgehoben habe, ausschließlich auf den mittleren Abschnitt der Scheide, d. h. den Scheidenstamm. Der Vollständigkeit halber müssen wir noch auf die beiden anderen Abschnitte, nämlich den kranialen und den kaudalen Abschnitt, etwas näher eingehen.

Was nun zunächst den kranialen Scheidenabschnitt anbelangt, so wissen wir bereits, daß er zwei Lumina besitzt, welche lateral

zu der unpaarigen Endpartie des Uterus liegen (vergl. S. 364). Bei neugeborenen Weibchen sind diese Lumina homogen und die sie umschließenden Wände vollständig glatt. In der Folgezeit beobachten wir hier, ähnlich wie im Scheidenstamm, ein allmählich fortschreitendes Wachstum dieser Wände, welche schließlich ungefähr am 18. Tage Falten zu bilden beginnen. Einen Querschnitt dieses Scheidenteils mit bereits gefalteten Wänden sehen wir in der Textfigur L. Ebenso wie im Scheidenstamm verlaufen auch hier die Falten in der Längsrichtung, erreichen jedoch niemals die Größe wie in dem genannten Teil. In der Regel sind dabei die nach außen gerichteten Wände (Textfig. L.) stärker gefaltet, als die den Uteruswandungen unmittelbar anliegenden. In demselben Verhältnis, wie die Faltung der Wände hier bedeutend schwächer ist, kommen auch die Änderungen im allgemeinen Bau der letzteren hier entsprechend schwächer zur Geltung: im Vergleich mit den Erscheinungen, die wir im Scheidenstamm beobachten konnten, sind dieselben hier geradezu minimal. Was nun die Änderungen anbelangt, welche das das Lumen dieses Teiles auskleidende Epithel durchmacht, so sind sie ihrem Wesen nach dieselben wie im Scheidenstamm. Der Unterschied besteht nur darin, daß sich die diesbezüglichen Prozesse hier im Vergleich mit demjenigen in dem erwähnten Teil gewissermaßen verzögern. Am besten wird dies durch folgendes Beispiel erläutert: Bei einem 40 Tage alten Weibchen finden wir in dem mittleren Teil des Scheidenstamms ein Hornepithel, welches sich bereits abschuppt; in der Nähe des Muttermundes, d. h. in dem kranialen Teile des Scheidenstamms sehen wir über dem *Stratum corneum*, welches noch keine Schuppenbildung zeigt, eine Schicht von Schleimzellen; in demjenigen Scheidenteile endlich, welcher den Uterus umfaßt (und um den es sich hier gerade handelt) besteht das Epithel nur aus dem *Stratum cylindricum*, dem *Stratum spinosum* und der Schleimzellschicht, es fehlen hier also noch das *granulosum*, *lucidum* und *corneum*. Ein typisches Hornepithel sehen wir in diesem Scheidenteile erst zwei Tage später, also bei Weibchen vom 42. Tage des extrauterinen Lebens.

Was den unteren Scheidenteil selbst anbetrifft, so mag die Bemerkung genügen, daß er zu der Zeit, wo er verschlossen ist, ein vielschichtiges Pflasterepithel besitzt, während das Epithel zur Brunstzeit, wo sich hier ein Lumen bildet, als ein vielschichtiges,

flaches Hornepithel erscheint. Sonst sind größere Änderungen in diesem Teile nicht zu beobachten.

Zum Schluß muß ich noch einige Worte dem unpaarigen Uterusteil widmen, dessen Bau mehr demjenigen der Scheide als dem des Uterus entspricht. Dies kommt namentlich darin zum Ausdruck, daß in dem unpaarigen Uterusteil die Drüsen vollständig fehlen und daß das Epithel, welches das Lumen dieses Teiles auskleidet, ebenso beschaffen ist wie in der Scheide, was sich schon bei neugeborenen Weibchen feststellen läßt. Auch haben alle oben beschriebenen Änderungen im Scheidenepithel ihre Gültigkeit für das Epithel dieses Uterusteiles. Nur daß sich der ganze Prozeß der stufenweisen Umgestaltung des Epithels hier im Vergleich mit dem Scheidenstamm noch mehr verzögert als in dem Scheidenabschnitt, welcher diesen Uterusteil umfaßt. Was dagegen den allgemeinen Bau der Wandungen anbelangt, so ist er — wie ich bereits früher (S. 363) dargetan habe — bei geschlechtsreifen Weibchen stets konstant.

Die im zweiten Teile der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Hauptergebnisse meiner histologischen Untersuchungen lassen sich in folgenden Punkten kurz zusammenfassen:

I. Bursa ovarica (Ovarialkapsel).

Bei neugeborenen Weibchen besteht das Bindegewebe der Ovarialkapselwände aus mesenchymatischen Zellen; das Blutgefäßsystem ist nur schwach entwickelt. Schon während der ersten Woche des postembryonalen Lebens vollzieht sich die definitive Differenzierung des Bindegewebes, so daß die weitere Entwicklung lediglich in dem stärkeren Wachstum der ganzen Ovarialkapsel und der innerhalb ihrer Wandungen liegenden Blutgefäße besteht.

II. Die Tube.

1) Bei neugeborenen Weibchen stellen sich $^3/_4$ der ganzen Tubenlänge als ein Kanälchen mit einheitlichem, ovalem Lumen dar, welches mit einem flimmerlosen, einschichtigen Zylinderepithel ausgekleidet ist. In dem übrigen Viertel der Tube ist das Lumen verzweigt, und zwar infolge der Anwesenheit der Anlagen für die künftigen Längsfalten der Tube *(plicae tubariae)*. Es ist dies der erste Herd, von dem aus die Faltenbildung mit fortschreitender

Entwicklung immer weiter nach der mittleren Tubenpartie zu fortschreitet. Ein zweiter solcher Herd entsteht in dem uterinen Tubenteile am 3. Tage des postembryonalen Lebens. Die Anlagen für die Tubenfalten bilden sich ebenso wie beim Menschen auch hier in der Dreizahl.

2) Die Muskelschichten, die Serosa und die Subserosa gelangen auf der ganzen Tubenlänge im Laufe der ersten Woche des postembryonalen Lebens zur allmählichen Entwicklung.

3) Die Fimbrienbildung beginnt ungefähr am 3. Lebenstage des jungen Weibchens, während ich die Gegenwart von Flimmerhaaren erst am 9. Tage feststellen konnte.

4) Die allmähliche Differenzierung der Tubenwandungen dauert ungefähr bis zum 21. Tage; zwischen dem 21. und dem 23. Tage des postembryonalen Lebens erscheint schon die Tube bis in die kleinsten Einzelheiten ihres Baues in ihrer definitiven Gestalt.

III. Der Uterus.

1) Bei neugeborenen Weibchen erscheinen beide Uterushörner in Gestalt von Röhrchen mit engem und in ihrer ganzen Länge homogenem Lumen. Letzteres ist mit einem hohen Zylinderepithel ausgekleidet, unter welchem eine Schicht von Bindegewebszellen liegt. Hinter derselben befindet sich eine Reihe von Zellen, welche konzentrisch zum Lumen gelagert sind und die die Anlage der künftigen Ringmuskelschicht darstellen. Noch weiter nach der Peripherie zu sehen wir wiederum Bindegewebszellen; schließlich ist die Uteruswand von außen von dem Epithel der Serosa umgeben. In der Uteruswand findet man in ihrer ganzen Stärke, mit Ausschluß des Epithels, winzige kapillare Blutgefäße verstreut. Lymphgefäße sind dagegen nicht vorhanden. Ebenso fehlen die Uterusdrüsen.

2) Die schrittweise Differenzierung der Wandungen der Uterushörner vollzieht sich in nachstehender Reihenfolge: a) Im Laufe der ersten Lebenswoche des jungen Weibchens entwickeln sich die beiden Muskelschichten zu ihrer definitiven Gestalt (*muscul. circularis* und *muscul. longitudinalis*) und zwischen denselben kommt die Subserosa (*stratum subserosum*) deutlich zum Vorschein; b) in der ersten Hälfte des 8. Tages beginnen sich die Uterusdrüsen zu bilden, deren Anlagen in Gestalt von trichterförmigen Einstülpungen des Epithels in das Innere des Bindegewebes auftreten; c) wahr-

scheinlich um den 14. Tag herum erscheinen innerhalb der Subserosa die Lymphgefäße in Form von engen, mit Endothel ausgekleideten Spalten.

Auf diese Weise finden wir nunmehr innerhalb der Uteruswandungen alle wesentlichen Elemente, aus denen dieselben aufgebaut sind. Die weitere Entwicklung der Uterushörner besteht eigentlich nur noch in der Größenzunahme sowohl der einzelnen Bestandteile als auch des Ganzen.

3) Jedoch noch vor der ersten Brunstperiode beginnt das das Uteruslumen auskleidende Epithel sehr stark zu wuchern, wodurch eine starke Faltenbildung in der Schleimhaut verursacht wird. Diese Erscheinung tritt nicht nur vor der ersten, sondern überhaupt vor jeder Brunstperiode zutage, sofern derselben nicht unmittelbar eine Trächtigkeitsperiode vorausgegangen war. Meiner Ansicht nach handelt es sich hier um eine Aufspeicherung eines größeren Vorrates an Epithel für die zu erwartende Trächtigkeitsperiode. Durch dieses Vorratsmaterial wird nämlich das das Uteruslumen auskleidende Epithel vor dem Reißen geschützt, was andernfalls infolge des durch die außerordentlich rasch wachsenden Embryonen ausgeübten Druckes unbedingt stattfinden müßte. Ist aber der Trächtigkeit unmittelbar die vorhergehende vorausgegangen, so ist der Vorrat an Epithel bereits angesammelt.

4) Was die Lymphgefäße anbelangt, so konnte ich feststellen, daß dieselben bei geschlechtsreifen Weibchen am stärksten während des Puerperiums entwickelt sind. Dabei finden sich während der beiden ersten Tage des Puerperiums Lymphgefäße auch innerhalb der Uterusschleimhaut, während sie außerhalb dieser Periode dort niemals auftreten. Ich konstatiere also in dieser Beziehung bei der Maus eine Abweichung von der für eine ganze Reihe anderer Säugetiere gültigen Regel, bei denen die Lymphgefäße innerhalb der Uterusschleimhaut während der Gravidität am stärksten entwickelt sind.

5) Die Wände des unpaarigen Uterusteiles sind in histologischer Beziehung fast genau so gebaut wie die Scheidenwände.

IV. Die Scheide.

1) Bei neugeborenen Weibchen sind die Scheidenstammwände bereits aus denselben drei Schichten (*str. mucosum*, *muscularis circu-*

laris und *tunica adventicia*) zusammengesetzt, welche für den Bau der Wandungen der definitiven Scheide charakteristisch sind. Das Scheidenstammlumen ist eng, im Querschnitt halbmondförmig und in seiner ganzen Länge homogen; est ist ausgekleidet mit einem zweischichtigen Zylinderepithel.

2) Im extrauterinen Leben wachsen die Scheidenwände sehr schnell und das Lumen nimmt anfänglich eine annähernd kreisförmige Form an. Zwischen dem 14. und dem 18. Lebenstage des jungen Weibchens tritt eine Längsfaltung der Scheidenwände ein, wodurch ihr Lumen unregelmäßig gezackt und verzweigt wird. Einige Tage vor der ersten Ovulation verschwinden indessen die Falten wieder und die Wände nehmen eine charakteristische Lage ein, indem sie sich bis zu einem gewissen Grade um den Mastdarm und die Harnröhre herumlegen (das Maximum der Entwicklung der Vagina).

3) Gleichzeitig mit den Änderungen in der allgemeinen Gestaltung des Scheidenstamms machen sich auch Änderungen innerhalb des das Lumen auskleidenden Epithels selbst bemerkbar: das zweischichtige Zylinderepithel (wie es bei neugeborenen Weibchen vorhanden ist) verwandelt sich in ein mehrschichtiges Pflaster-, darauf in ein Schleimepithel und schließlich, unmittelbar vor der Ovulation, in ein Epithel, welches hinsichtlich seines Baues vollständig der Epidermis entspricht.

4) Bei geschlechtsreifen Weibchen erleidet der Scheidenstamm bezüglich der allgemeinen Gestaltung seiner Wandungen zyklische Veränderungen. Das Maximum seiner Entwicklung erreicht der Scheidenstamm zur Zeit einer jeden Brunst, und zwar ohne Rücksicht darauf, ob derselben eine Trächtigkeitsperiode vorausgegangen ist oder nicht. Das Maximum der Involution fällt dagegen stets auf die postpuerperale Periode (zwischen dem 7. und dem 12. Tage nach dem Wurf).

5) Der Zyklus von Änderungen, welcher im allgemeinen Bau des Scheidenstamms zum Ausdruck kommt, steht in innigem Zusammenhang mit dem Zyklus der aufeinanderfolgenden Änderungen innerhalb des das Scheidenlumen auskleidenden Epithels.

Aus dem Embryologischen Laboratorium des Anatomischen Instituts an der Jagellonischen Universität zu Krakau.

Literaturverzeichnis.

1) Beddard F. E., Mammalia, in Cambrige Natural History, Vol. 10, London 1902.

2) Bühler, Bandapparat und Descensus der Keimdrüsen. O. Hertwig's Handbuch, Jena 1906.

3) Burckhard G., Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut und die Umbildung derselben zur Decidua. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57, 1900.

4) — Über Rückbildungsvorgänge am puerperalen Uterus der Maus. Zeischr. f. Geburtsh. u. Gyn., Bd. 51, 1904.

5) Clivio J., Contributo alla conoscenza dei primi stadi di sviluppo della placenta in alcuni mammiferi. Estratto dal vol. presentato al chiarissimo Professore Tibone in occasione del suo 25⁰ anno di ordinario.

6) Duval, Le placenta des rongeurs. Extrait du Journ. de l'anat. et de la physiol., Paris 1889—92.

7) D'Erchia Fl., Über die Einbettung des Eies und die Entwicklung und den Bau der Allantois- und Dottersackplacenta bei der weißen Maus. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol., Bd. 44, 1901.

8) Ercolani, Sulla unità del tipo anatomico della placenta nei mammiferi e nella specie umana. Mem. dell'Acad. delle scienze dell'Istit. di Bologna.

9) Frommel, Zur Entwicklung der Decidua und Placenta bei Mäusen. Mitteil. d. Morph.-physiol. Gesellsch. zu München. Ärztliches Intelligenzblatt, 1883.

10) Gage S. H., Epithelium of the Uterus and Fallopian Tube in Mammals. Amer. Journ. Anat. Vol. 3, Proc. p. 7—8.

11) Gerhardt U., Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. I. Die Überleitung des Eies in die Tuben. — Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 39, 1904.

12) Holzbach E., Studien über den feineren Bau des sezernierenden Uterus- und Tubenepithels. Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 13, 1908.

13) Kolster R., Die Embryotrophe placentarer Säuger mit besonderer Berücksichtigung der Stute. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 18, 1901.

14) — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe bei Indeciduaten. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 20, 1903.

15) — Zur Kenntnis der Embryotrophe beim Vorhandensein einer Decidua capsularis. Anat. Hefte, Bd. 22, 1903.

16) — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe. III. Über den Uterus gravidus von *Rangifer Tarandus* H. Sm. Anatom. Hefte, Abt. 1, Bd. 38, 1908.

17) Königstein H., Die Veränderungen der Genitalschleimhaut während der Gravidität und Brunst bei einigen Nagern. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 119, 1907.

18) Lataste, Rhythme vaginal des mammifères. Compt. rend. de la Société de biol. 1893.

19) Mellissinos K., Die Entwicklung des Eies der Mäuse (*Mus musculus* var. *alba* u. *Mus rattus albus*) von den ersten Furchungs-Phänomenen bis zur

Festsetzung der Allantois an der Ectoplacentarplatte. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70, 1907.

20) Mikucki W., Budowa histologiczna jajowodu z uwzględnieniem rozwoju fałdów i kanałów drugorzędnych. Pamiętn. Towarzystwa lekarsk., tom 41, Warszawa 1895.

1) Moreau, Des transformations épitheliales de la muqueuse du vagin de quelques rongeurs. Journ. de l'Anat. 1889.

22) Nussbaum, Zur Entwicklungsgeschichte der Placenta bei der Maus. Anat. Anz., Bd. 5, 1890.

23) Pujula D., Die Frage der Riesenzellen bei der Entwicklung der Maus. Actos y mem. del. Primer Congrezo de Naturalistas Españolas. Zaragoza, 1909.

24) Rathcke P., Zur Regeneration der Uterusschleimhaut, insbesondere der Uterusdrüsen nach der Geburt. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 142, 1895.

25) Retterer, Sur la morphologie et l'évolution de l'épithelium au vagin des mammifères, Compt. rend. de la Société de biol. 1892.

26) Salvioli, De la structure de l'épithelium vaginal de la lapine et des modifications qu'il subit pendant la gestation. Arch. italiennes de biologie, 17, 1892.

27) Schaffer J., Über Bau und Funktion des Eileiterepithels beim Menschen und bei Säugetieren. Monatschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol., Bd. 28.

28) Selenka E., Keimblätter und Primitivorgane der Maus. Wiesbaden 1883.

29) — Die Blätterumkehr im Ei der Nagetiere. Wiesbaden 1884.

30) Sobotta J., Über den Bau und die Entwicklung des Uterus, insbesondere beim Menschen und den Affen. Inaug.-Dissert. Berlin 1891.

31) — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Uterusmuskulatur. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 38, 1891.

32) — Mitteilungen über die Vorgänge bei der Reifung, Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. 1893.

33) — Die Befruchtung des Eies der Maus. Anat. Anz., Bd. 9, 1894.

34) — Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, 1895.

35) — Die erste Entwicklung des Mäuseeies nach der Furchung. Verh. d. Anat. Gesellsch., 1901.

36) — Die Entwicklung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amnionfalten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61, 1903.

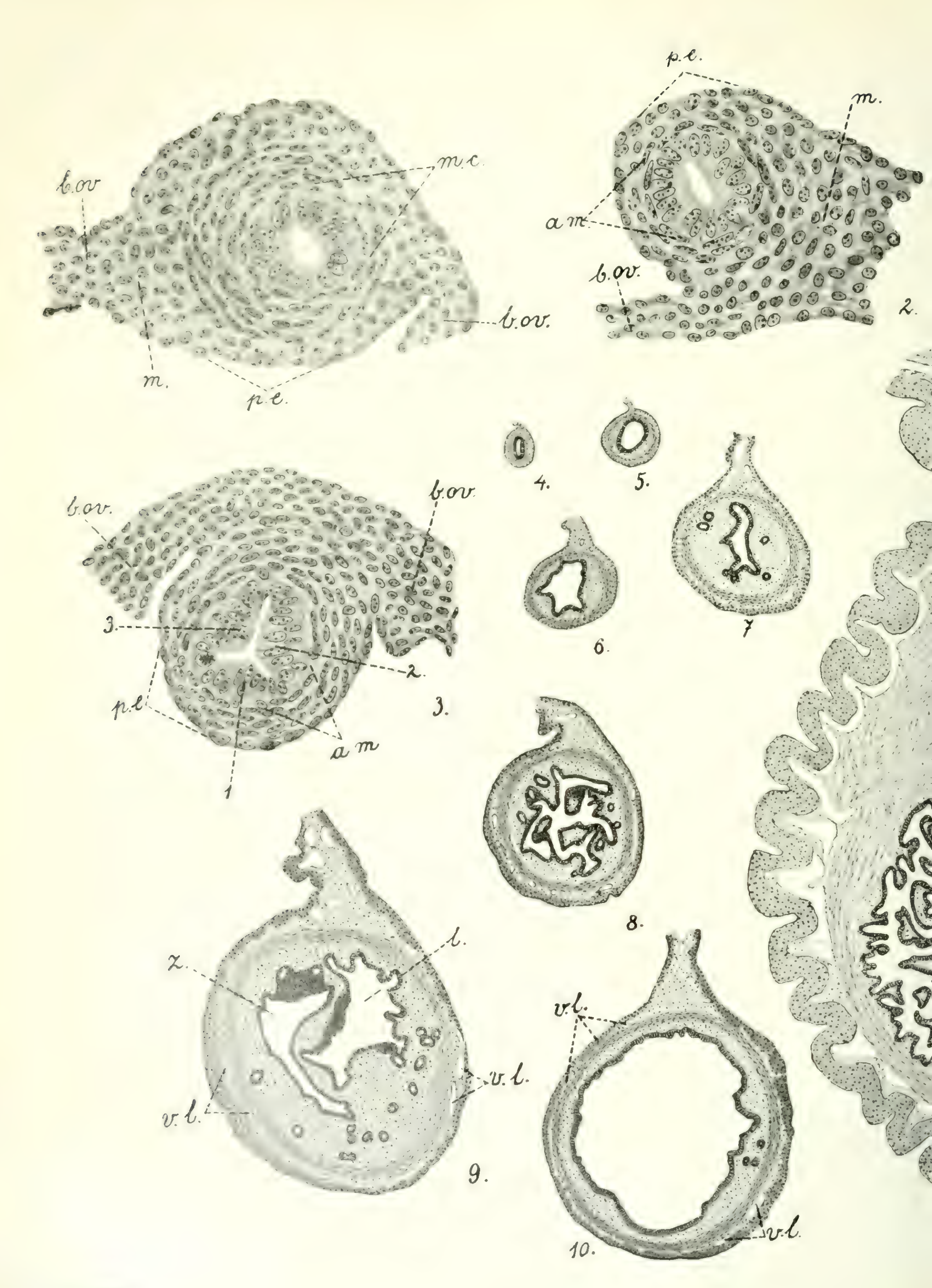
37) — Die Entwicklung des Eies der Maus vom ersten Auftreten des Mesoderms an bis zur Ausbildung der Embryonalanlagen und dem Auftreten der Allantois, I. Teil: Die Keimblase, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 78, 1911.

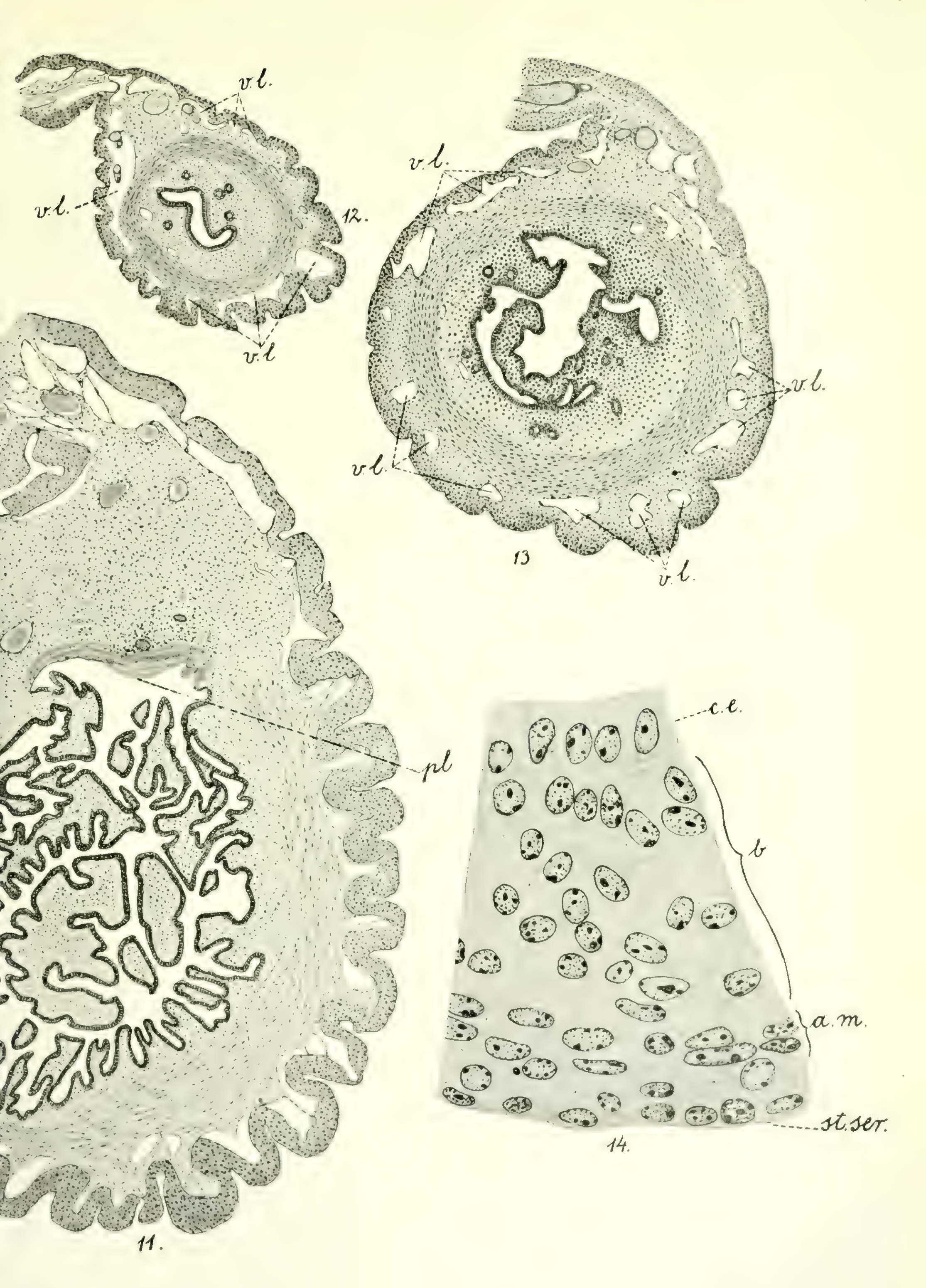
38) Strahl H., Der Uterus post partum, I. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 3.

39) — Vom Uterus post partum. Anat. Hefte, Abt. 2, Bd. 15.

40) Tafani A., La fecondatione e la segmentatione studiate nelle uova dei topi. Acad. med. fisic. Fiorent., 1888.

41) — I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. Studi di morfologia normale e patologica eseguiti nelle uova dei topi. Atti d. R. Istit. di stud. super. prot. e di perfezion. in Firenze, 1889.


m.c.
b.ov
b.ov.
m.
p.e.
p.e.
m.
a m
b.ov.
2.
4.
5.
6.
7
b.ov.
b.ov.
3
2
p.e
3.
a m
1
8.
l.
z.
v.l.
v.l.
v.l.
9.
v.l.
10.


v.l.
v.l.
12.
v.l
v.l.
v.l.
v.l.
13
v.l.
pl
c.e.
b
a.m.
st.ser.
14.
11.

42) Wendeler P., Die fötale Entwicklung der menschlichen Tuben. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.

43) Zuckerkandl, Zur vergleichenden Anatomie der Ovarialtasche. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 8.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind mittels des Abbe'schen Zeichenapparates entworfen und beziehen sich auf den weiblichen Geschlechtsapparat der weißen Maus.

Schlüssel zu den Abkürzungen und nähere Erklärung einzelner Figuren.

a. m. — Anlage der Muskelschicht.
b. — Bindegewebszellenschicht.
b. ov. — Ovarialkapselwandung.
c. e. — Zylinderepithel.
c. d. — Dorsales Paar von Ausstülpungen der Scheide.
c. v. — Ventrales Paar von Ausstülpungen der Scheide.
gl. — Glandulae uterinae.
l. — Das eigentliche Lumen des Uterushornes.
m. — Mesenchymatische Zellen.
m. c. — Muscularis circularis.
m. l. — Muscularis longitudinalis.
m. u. — Mucosa uteri.
muc. — Schleimzellenschicht.
p. e. — Plattenepithel.
pf. e. — Geschichtetes Pflasterepithel.
pl. — Die Placentarstelle.
pr. m. — Membrana propria mucosae.
r. — Rectum.
st. c. — Stratum cylindricum.
st. cor. — Stratum corneum.
st. e. — Stratum epitheliale.
st. g. — Stratum granulosum.
st. l. — Stratum lucidum.
st. ser. — Stratum serosum.
st. v. — Stratum subserosum seu vasculare.
ur. — Urethra.
v. — Vagina.
v. l. — Lymphgefäße innerhalb der Subserosa.
$v.\ l_1$. — Lymphgefäße innerhalb der Ringmuskelschicht.
$v.\ l_2$. — Lymphgefäße innerhalb der Schleimhaut.
z. — Ausbuchtung des Uteruslumens.
1, 2, 3. — Die Anlagen der Tubenfalten.

Tafel XI.

1) Querschnitt durch die Tube eines neugeborenen Weibchens in der Nähe des uterinen Tubenteiles. 330-fache Vergr.

2) Querschnitt durch die Tube eines neugeborenen Weibchens in der Gegend der Mittelpartie. 330-fache Vergr.

3) Querschnitt durch die Tube eines neugeborenen Weibchens in der Nähe ihrer Einmündung in die Ovarialkapsel. 330-fache Vergr.

4) Querschnitt durch das Uterushorn eines neugeborenen Weibchens. 30-fache Vergr.

5) Querschnitt durch das Uterushorn vom 7. postembryonalen Lebenstage. 30-fache Vergr.

6) Querschnitt durch das Uterushorn vom $7^1/_2$. postembryonalen Lebenstage. 30-fache Vergr.

7) Querschnitt durch das Uterushorn eines 28 Tage nach der Geburt getöteten Weibchens. 30-fache Vergr.

8) Querschnitt durch das Uterushorn vom 40. postembryonalen Lebenstage. 30-fache Vergr.

9) Querschnitt durch das Uterushorn vom 45. Tage des postembryonalen Lebens. 30-fache Vergr.

10) Querschnitt durch das Uterushorn vom 43. Tage des extrauterinen Lebens. 30-fache Vergr.

11) Querschnitt durch das Uterushorn eines geschlechtsreifen, 3—6 Stunden nach dem Wurf getöteten Weibchens. 30-fache Vergr.

12) Querschnitt durch das Uterushorn eines geschlechtsreifen, $7^1/_2$ Tage nach dem Wurf getöteten Weibchens. 30-fache Vergr.

13) Querschnitt durch das Uterushorn eines 23 Tage nach dem Wurf, d. h. 2 Tage nach der letzten Ovulation getöteten Weibchens. 30-fache Vergr.

14) Ausschnitt aus einem Querschnitt durch das Uterushorn eines neugeborenen Weibchens. 800-fache Vergr.

Tafel XII.

15) Ein Stü k von einem Querschnitt des Uterushornes einer geschlechtsreifen, 3 Tage nach der ersten Ovulation getöteten Maus. 60-fache Vergr.

16) Ein Stück von einem Querschnitt durch den Uterus einer geschlechtsreifen, 6—10 Stunden nach dem Wurf getöteten Maus. 60-fache Vergr.

17) Ein Stück von einem Querschnitt durch das Uterushorn einer geschlechtsreifen, 23 Tage nach dem Wurf, d. h. 2 Tage nach der letzten Ovulation getöteten Maus. 60-fache Vergr.

18) Ein Stück von einem Querschnitt durch das Uterushorn einer geschlechtsreifen, 2—3 Stunden nach dem Wurf getöteten Maus. 60-fache Vergr.

19) Ein Stück von einem Querschnitt durch das Uterushorn einer geschlechtsreifen, 6—10 Stunden nach dem Wurf getöteten Maus. 60-fache Vergr.

20) Querschnitt durch den Scheidenstamm eines neugeborenen Weibchens. 30-fache Vergr.

21) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer am 14. Tage nach der Geburt getöteten Maus. 30-fache Vergr.

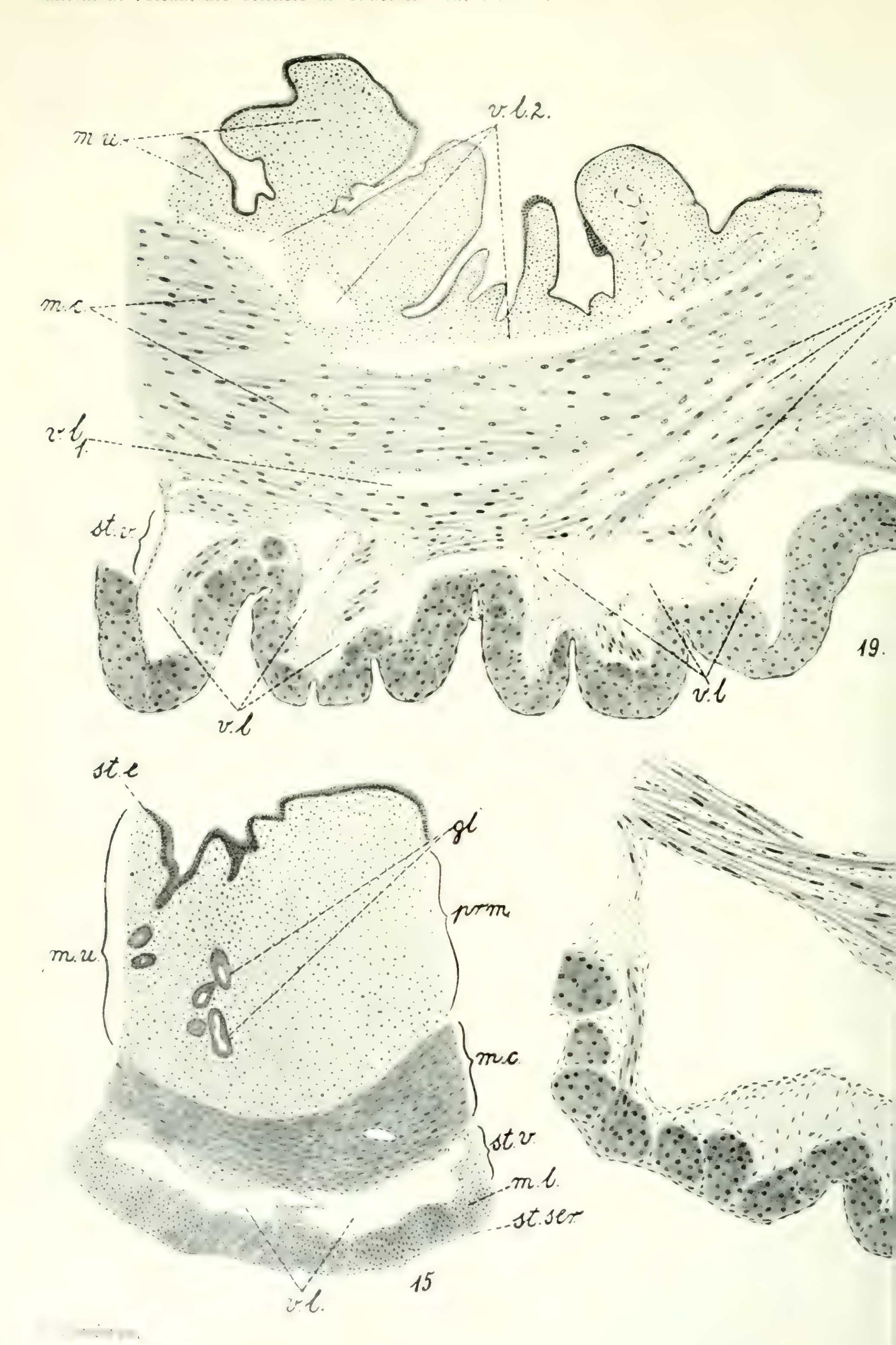
22) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer 25 Tage alten Maus. 30-fache Vergr.

Tafel XIII.

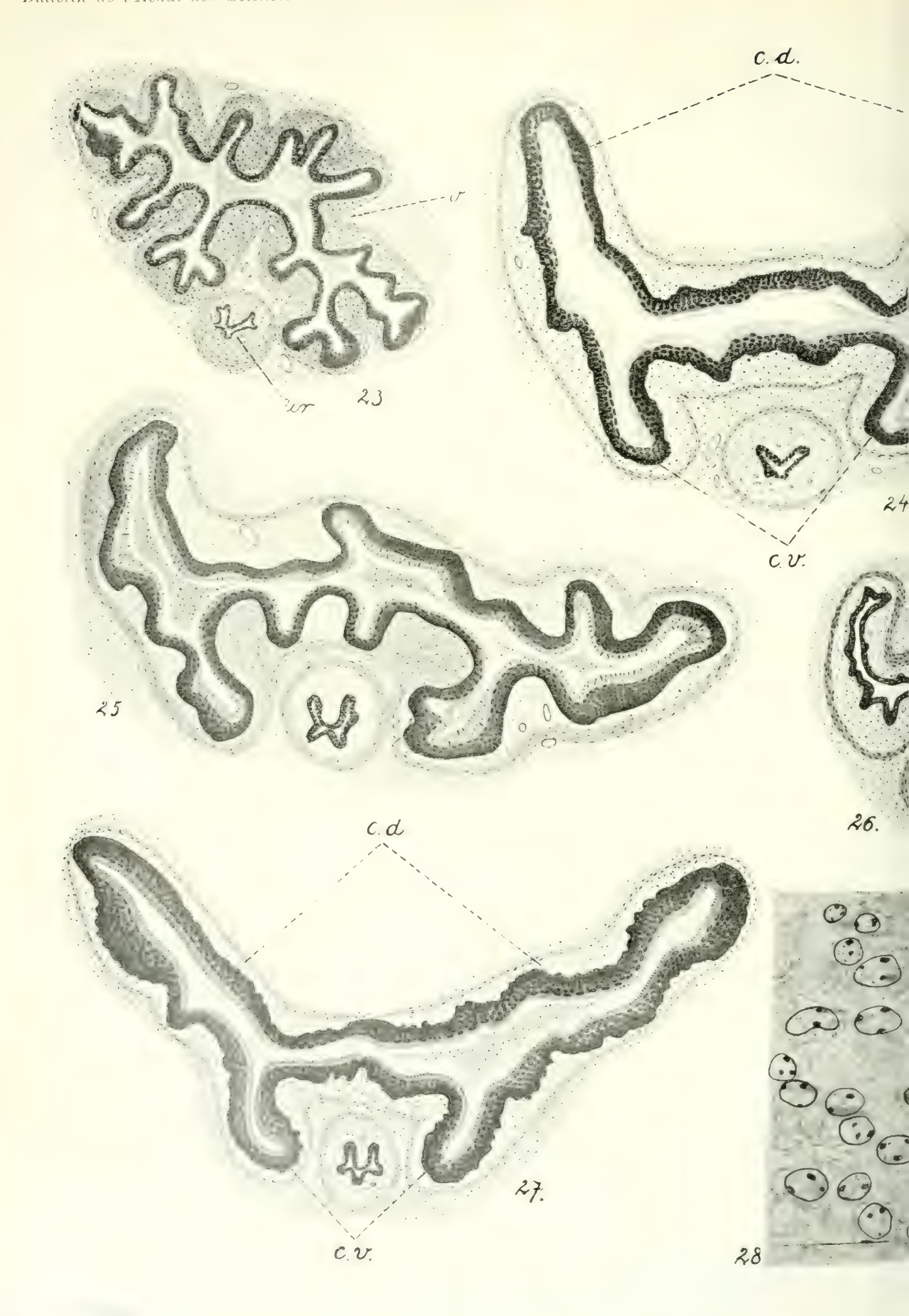
23) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer 28 Tage nach der Geburt getöteten Maus. 30-fache Vergr.

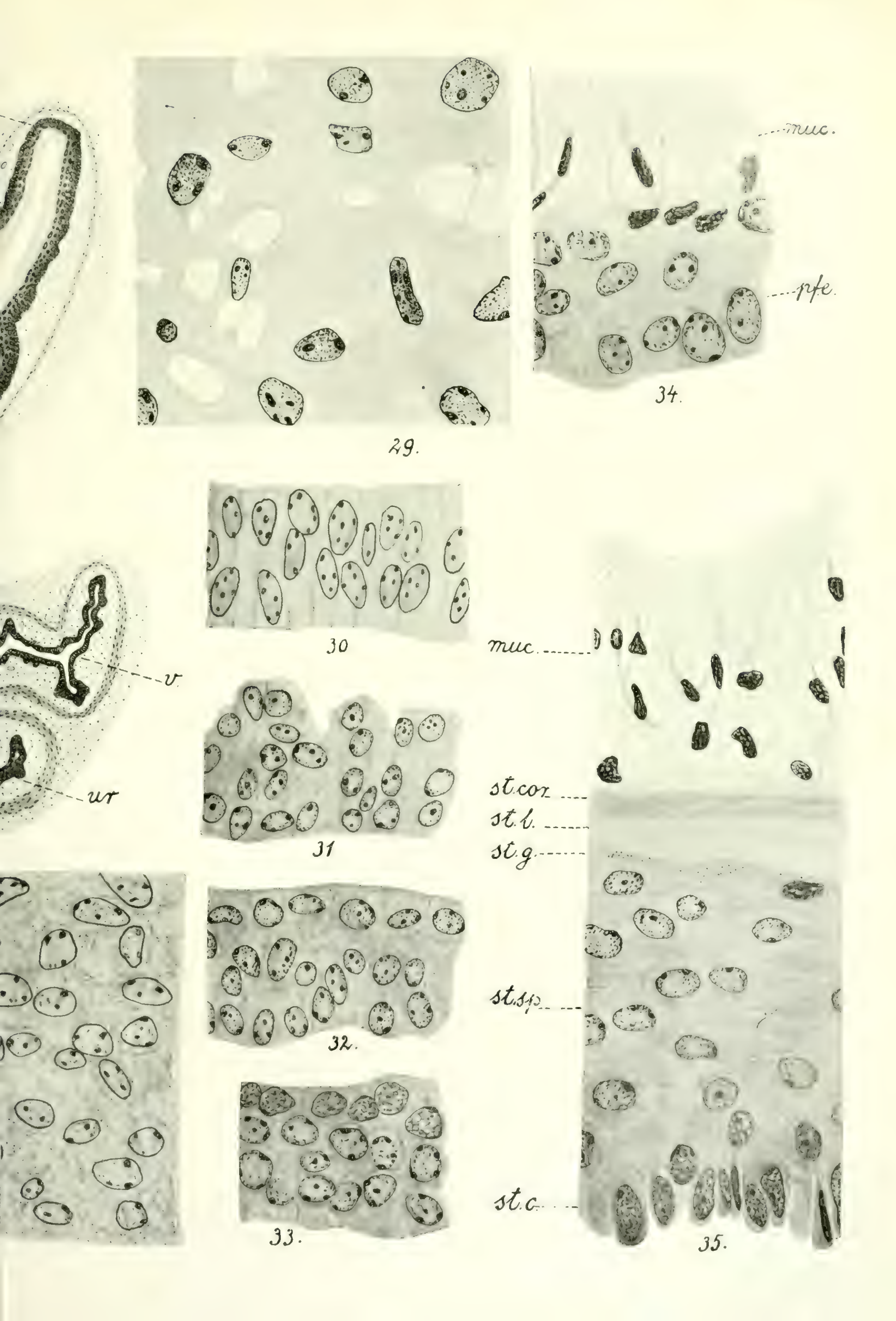
24) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer geschlechtsreifen, 43 Tage postembryonalen Lebens zählenden Maus. 30-fache Vergr.

25) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer geschlechtsreifen, 48 Tage nach der Geburt, d. h. 6 Tage nach der ersten Ovulation getöteten Maus. 30-fache Vergr.


m.u.
v.l.2.
m.c.
v.l1.
st.v.
v.l
v.l
19.
st.e
gl
prm.
m.u.
m.c.
st.v.
m.l.
st.ser.
15
v.l.


m.c.
m.c
v.l
v.l.1.
m.l.
v.l.
st v
18
l.1.
m.l.
21.
m.c.
st.v.
m.l.
v.l
17.
m.c
st.v.
m.l.
v.l.
16
v.
ur.
20.
v
ur.
22


c. d.
v
vr
23
24
c. v.
25
26.
c. d
27.
c. v.
28


muc.
pfe.
34.
29.
30
31
32.
33.
35.
v.
ur
muc.
st.cor.
st.l.
st.g.
st.sp.
st.c.

26) Querschnitt durch den Scheidenstamm eines geschlechtsreifen, $7\frac{1}{2}$ Tage nach dem Wurf getöteten Weibchens. 30-fache Vergr.

27) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer geschlechtsreifen, 23 Tage nach dem Wurf, d. h. am 2. Tage nach der letzten Ovulation getöteten Maus. 30-fache Vergr.

28) Schnitt aus dem Schleimhautbindegewebe der Scheide eines neugeborenen Weibchens. 1100-fache Vergr.

29) Schnitt aus dem Schleimhautbindegewebe der Scheide eines geschlechtsreifen Weibchens. 1100-fache Vergr.

30) Das das Scheidenlumen eines neugeborenen Weibchens auskleidende Epithel. 590-fache Vergr.

31) Epithel des Scheidenlumens eines jungen, 18 Tage extrauterinen Lebens zählenden Weibchens. 590-fache Vergr.

32) Epithel des Scheidenlumens eines jungen, 25 Tage extrauterinen Lebens zählenden Weibchens. 590-fache Vergr.

33) Epithel des Scheidenlumens eines jungen, 28 Tage extrauterinen Lebens zählenden Weibchens. 590-fache Vergr.

34) Epithel des Scheidenlumens eines gleichfalls 28 Tage extrauterinen Lebens zählenden Weibchens (an einer anderen Stelle desselben Schnittes). 590-fache Vergr.

35) Epithel des Scheidenlumens einer 40 Tage alten Maus. 590-fache Vergr.

Inhaltsübersicht.

O zakończeniach nerwowych w skórze traszki. — Recherches sur l'innervation de la peau de Triton cristatus.

Note

de M[lle] ***R. HULANICKA,***

présentée par M. H. Hoyer m. c. dans la séance du 1 Avril 1912.

(Planche XIV).

On sait que le triton change de milieu en automne. Il quitte les mares et les étangs pour se refugier en un endroit humide et pierreux où il reste plongé dans son sommeil hivernal jusqu'au printemps prochain. Ce changement de milieu occasionne des modifications dans les bourgeons sensitifs, organes localisés dans l'épiderme de la peau dont les régions sont bien définies. Ils se trouvent précisément dans l'épithélium du menton, de la lèvre supérieure et inférieure, de la tête et des lignes latérales, à partir de la tête jusqu'à la queue.

La structure des organes sensitifs des Amphibies a été l'objet des recherches minutieuses de plusieurs auteurs, tels que: Schulze, Bugnion, Malbranc, Leydig, Maurer et Kolmer. Nous n'avons pas l'intention de rappeler ici les détails de cette structure qui sont si bien connus; nous nous bornons simplement à la description de leur innervation qui n'a pas fait l'objet des recherches des savants dont il vient d'être question. Dans ses travaux, M. Maurer a signalé le fait que les bourgeons sensitifs ne sont permanents que chez les Amphibies qui, après leur métamorphose, continuent de vivre dans le milieu aquatique, ainsi chez le triton, chez l'axolotl, le protée etc., tandis qu'ils disparaissent complètement chez ceux qui changent leur habitat ou qui vivent tantôt sur la terre tantôt dans l'eau, comme par exemple la grenouille.

D'après les observations de M. Maurer, la dégénérescence des bourgeons sensitifs chez les exemplaires provenant de la fin

du mois de mars [1]) s'effectue de la manière suivante: ils descendent d'abord au fond de l'épiderme, ce qui provoque l'allongement de leur conduit; ensuite a lieu la cutinisation des cellules recouvrantes (cellules tectrices d'après M. Bugnion) tout au tour du conduit, ce qui préserve cet organe de tout endommagement. Au printemps régénère une partie des bourgeons sensitifs seulement et ils se multiplient par division, tandis que les autres dégénèrent complètement; leurs vestiges sont éliminés de l'épiderme pendant la première mue de l'animal.

Les phénomènes de la dégénérescence des bourgeons sensitifs observés par M. Maurer, ont attiré surtout notre attention au point de vue de la corrélation qui devrait exister entre la dégénérescence de ces bourgeons et les fibres nerveuses qui sont en connexion avec leurs cellules sensitives. Les résultats des recherches que nous exposerons dans ce travail ont vérifié notre hypothèse.

Nos observations ont porté sur le matériel provenant des exemplaires des mois de décembre, janvier, février, mars, avril et juin. Ce matériel a été coloré à l'aide de l'injection vitale par le bleu de méthylène et fixé au molybdate d'ammonium. Nous nous sommes servi aussi de la méthode de M. Flemming et de celle de M. Zenker.

En examinant nos préparations nous avons pu vérifier les observations de M. Maurer, mais seulement chez les exemplaires du mois de mars. D'autre part, nous avons pu constater que les conduits des bourgeons sensitifs provenant de la peau des exemplaires du mois de décembre, janvier et février se ferment presque complètement par le rapprochement des deux bords libres de l'épiderme qui ne laissent entre eux qu'un interstice très mince (fig. 1). Dans la peau des exemplaires de printemps, M. Maurer a observé deux bourgeons sensitifs enfermés dans une lacune. Dans plusieurs de nos préparations nous avons trouvé aussi deux bourgeons sensitifs dans la même lacune, mais les nôtres provenaient de la peau des exemplaires d'hiver. Il se peut que ce phénomène soit normal; ce fait ne peut pas servir de preuve de ce que les bourgeons sensitifs se multiplient par division.

Nous commencerons par l'étude de l'innervation des bourgeons

[1]) M. Maurer n'a pas étudié les bourgeons sensitifs des tritons plongés encore dans leur sommeil hivernal.

sensitifs provenant des exemplaires de printemps et d'été. A la base du bourgeon arrivent deux, plus rarement trois faisceaux de fibres nerveuses; elles se dépouillent de leurs gaînes à la limite du derme et de l'assise des cellules cylindriques, traversent les couches profondes de l'épiderme, se ramifient à la base du bourgeon et se mettent en connexion avec les cellules sensitives de ce dernier, en formant une espèce de corbeilles parsemées de varicosités qui adhèrent à la base de ces dernières (fig. 3). Elles se reconstituent ensuite pour former des filaments qui cheminent en ligne droite tout le long entre les cellules du bourgeon. Quelquefois même ils sont si nombreux qu'ils couvrent complètement le bourgeon sensitif. Dans la figure 3 l'on voit représenté le bourgeon provenant de l'exemplaire de printemps dont le conduit est déjà ouvert et le bourgeon lui-même est en train de se rehausser.

Le changement de milieu provoque chez le triton d'hiver non seulement des modifications dans la structure des bourgeons sensitifs, mais aussi des modifications dans les terminaisons nerveuses de ces organes. Les fibres nerveuses ne manifestent aucune modification dans leurs parties constituantes avant de se mettre en connexion avec les cellules du bourgeon. Mais une fois dépouillées de leurs gaînes elles ne se colorent que très faiblement par le bleu de méthylène. Elles sont pâles et grêles et leurs contours très peu définis. On ne voit pas les neurofibrilles dans les varicosités. Les fibres nerveuses manifestent une dégénérescence bien accentuée (fig. 2). Les fibres nerveuses des bourgeons sensitifs provenant des exemplaires d'été se colorent très fortement, au contraire, par le bleu de méthylène et leurs contours sont très nets (fig. 3). Il résulte donc de nos observations que la dégénérescence se manifeste non seulement dans les bourgeons sensitifs, mais aussi dans les fibres nerveuses qui se trouvent en connexion avec les cellules de ces organes.

Les cellules du tact dont nous avons constaté la présence dans l'épiderme de la peau de la lèvre supérieure et inférieure, du menton, du ventre et des lignes latérales, sont identiques aux cellules tactiles de la grenouille. Elles sont ovoïdes et leur diamètre est parallèle à la surface du tégument; leur noyau est grand et réfringent; il occupe presque tout le corps de la cellule; leur protoplasma est plus clair que celui des cellules épidermiques (fig. 4). Mais elles sont réparties dans l'épiderme de la peau de cet animal d'une manière différente que celles qui se trouvent dans l'épiderme

de la grenouille. Elles ne sont pas réunies en groupes, mais isolées; on les trouve rarement groupées par deux. La fibre nerveuse, après un trajet plus ou moins sinueux, atteint la cellule tactile au niveau de son bord où elle s'étale pour former des varicosités qui affectent la forme d'un ménisque à l'aide duquel elle adhère à une des faces de la cellule. Elle se reconstitue ensuite pour reprendre son trajet vers les couches supérieures de l'épiderme.

Dans ses travaux, M. Retzius nous donne des reproductions des terminaisons nerveuses libres. faites d'après ses préparations colorées au moyen de la méthode de M. Golgi. Suivant cet auteur, les fibres nerveuses après avoir pénétré dans l'épiderme, se divisent chacune en plusieurs branches couvertes de varicosités qui prennent l'aspect d'un candélabre et continuent leur trajet vers les couches épithéliales supérieures en se terminant par des renflements en bouton.

Dans nos préparations, provenant de la peau de la lèvre supérieure, les fibres nerveuses, après avoir pénétré dans l'épiderme, cheminent en serpentant vers les couches superficielles des cellules épidermiques et là elles donnent des filaments très fins et variqueux qui forment un réseau à mailles très serrées et parallèles à la surface de l'épiderme à l'aide desquelles ils entourent les cellules épithéliales superficielles (fig. 4). Dans l'épiderme des autres régions de la peau, dans celle du ventre par exemple, ils forment aussi dans la couche moyenne de cette dernière un réticulum à mailles très grandes; mais ensuite les fibres se reconstituent pour donner des filaments qui cheminent jusqu'à la couche cornée; ils se terminent là par de petits renflements en bouton. La seconde espèce des terminaisons nerveuses est un gros faisceau de fibres nerveuses qui, après avoir pénétré dans l'épithélium, continue son trajet en ligne droite. Après avoir dépassé la couche profonde de l'épiderme, les fibres nerveuses s'écartent les unes des autres et donnent un grand nombre de filaments variqueux qui, en cheminant toujours dans la même direction, forment une espèce de pinceau d'une grande élégance (fig. 5).

Ce travail a été fait au Laboratoire d'Histologie et d'Embryologie dirigé par M. le professeur Szymonowicz.

Léopol, mars 1912.

Explication de la planche XIV.

Fig. 1. Bourgeon sensitif provenant de la peau d'un exemplaire d'hiver, avec son canal allongé et presque fermé, $\times$ 580 lin.

Fig. 2. Bourgeon sensitif provenant également de la peau d'un exemplaire d'hiver en voie de dégénérescence, $\times$ 580 lin.

Fig. 3. Bourgeon sensitif provenant d'un exemplaire du mois d'avril, avec son canal complètement ouvert, $\times$ 580 lin.

Fig. 4. Coupe faite dans la peau de la lèvre inférieure. Deux cellules tactiles et terminaisons nerveuses en réticule, $\times$ 600 lin.

Fig. 5. Coupes faites dans la peau du ventre; terminaisons nerveuses en pinceau, $\times$ 1060 lin.

Bibliographie.

Bugnion. Recherches sur les organes sensitifs dans l'épiderme du protée et de l'axolotl. Lausanne 1873.

Hulanicka R. Recherches sur les terminaisons nerveuses dans la peau de *Rana esculenta*. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie 1909.

Kolmer W. Über Strukturen im Epithel der Sinnesorgane. Anatom. Anzeig. Bd. 36, 1910.

Malbranc Max. Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Inaug.-Dissertation. Leipzig 1875.

Maurer Fr. Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1875.

— Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen u. deren gegenseitige Beziehung. Morph. Jahrb., Bd. 18, 1892.

Retzius G. Die Nervenendigungen in den Endknospen resp. Nervenhügeln der Fische und Amphibien. Biologische Unters., N. F. IV, 1892.

Schulze. Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 6, 1870.



1.

2.

R. Hulanicka.


3.
5.
4.

Trawy o bielmie tłustem i miękkiem. — Über Gramineenfrüchte mit weichem Fettendosperm.

Mémoire

de Mlle **M. MATLAKÓWNA,**

présenté par M. M. Raciborski m. c. dans la séance du 6 Mai 1912.

Während meiner Untersuchungen über die Keimung der Gramineensamen, über die ich nachträglich berichten werde, sind mir zunächst bei *Avena desertorum (A. Besseri)* merkwürdig weiche, wenn auch reife und mehrere Monate alte Endosperme aufgefallen.

Avena desertorum gehört zu den typischen Steppengräsern Ost-Europas. Zwei westlichste Standorte derselben, von welchen ich eben die Samen untersuchen konnte, liegen auf der podolischen Hochebene im Miodobory-Hügelzug und in dem Gipshügelgebiet im Horodenka-Bezirk. Neuerdings ist ein noch mehr westlich liegender Standort unserer Art in Mittelböhmen entdeckt worden. Die Samen von *Avena desertorum* sind länglichoval, $3^1/_2$ mm lang, 1 mm dick, von hellgelber Farbe und so weich, daß man mit dem Rasiermesser keine mikroskopischen Schnitte erhalten kann. Mit einer Nadel oder einem Bleistift angedrückt, biegen und vertiefen sich die Samen wie eine biegsame, flüssige oder halbflüssige, von einer Samenschale umhäutete Masse. Angeschnittene und angedrückte Samen lassen ihr Endosperm nach außen wie eine zähe Schleimmasse heraustreten, die sich wie ein flüssiger Körper abrundet.

Indem ich nachträglich auch bei manchen unserer gewöhnlichen heimatlichen Gräser, z. B. *Dactylis*, ähnlich weiche Endosperme gefunden habe, suchte ich in der Literatur nach früheren Angaben über die weitere Verbreitung und Beschaffenheit derselben, doch waren diese nur sehr spärlich. Die meisten findet man noch in der „Landwirtschaftlichen Samenkunde“ von Harz, der bei mehreren Arten, z. B. bei *Alopecurus* und *Dactylis* von „fleischigen“ Endospermen, bei *Avena pratensis* von „fleischig-weichen“

und bei *Avena pubescens* von „sehr häufig breiartig-weichen, fettreichen Endospermen" spricht. Ebenso bemerkt H. Settegast (Die landwirtschaftlichen Sämereien. S. 248) von *Dactylis glomerata*: ihr Samen „ist weich und läßt sich mit dem Nagel eindrücken".

Ich habe eine größere Zahl von Gramineenarten auf die Beschaffenheit ihrer Endosperme untersucht. In nachfolgender Tabelle stelle ich einerseits die Arten mit mehligen oder glasigen, also harten Endospermen, anderseits die Arten mit breiartig weichen Endospermen zusammen.

Endosperm hart:	Endosperm weich:
Maydeae:	
Zea Mays plur. var.	—
Euchlena luxurians	—
Tripsacum dactyloides	—
Andropogoneae:	
Sorghum plur. var.	—
Saccharum	—
Zoysieae:	
Zoysia pungens	—
Tristegineae:	
Phaenosperma globosa	—
Paniceae:	
Gymnothrix latifolia	—
Penicillaria spicata	—
Panicum pl. sp.	—
Setaria pl. sp.	—
Oryzeae:	
Leersia oryzoides	—
Oryza sativa	—
Lygeum spartum	—
Zizania aquatica	—

Phalarideae:

Phalaris arundinacea	—
Hierochloë australis	—
Anthoxanthum ovatum	—

Agrostideae:

Phleum pratense	*Apera Spica venti*
„ *Boehmeri*	*Alopecurus pratensis*
„ *alpinum*	*Lagurus ovatus*
Aristida coerulescens	
Stipa pennata	—
„ *tenacissima*	—
„ *Lessingiana*	—
Calamagrostis pseudophragmites	—
Agrostis vulgaris, nigra	—
„ *stolonifera*	—
Sporobolus airoides	—
Muehlenbergia glomerata	—
Nassela tricholoma	—
Oryzopsis paradoxa	—

Aveneae:

Corynephorus canescens	*Avenastrum desertorum*
Holcus mollis, lanatus	„ *planiculmis*
Arrhenatherum elatius	„ *adsurgens*
Avena strigosa, barbata, sativa	„ *versicolor*
Deschampsia juncea	*Gaudinia fragilis*
Aira caespitosa, flexuosa	*Trisetum carpaticum*
—	„ *flavescens*

Chlorideae:

Chloris barbata	*Beckmannia eruciformis*
Chloridopsis Blanchardiana	—
Eleusine pl. sp.	—

Festuceae:

Festuca pl. sp.	*Dactylis glomerata*
Catabrosa aquatica	„ *Aschersoniana*
Poa pl. sp.	„ *altaica*
Melica pl. sp.	*Uralepis cuprea*
Glyceria fluitans	*Koeleria glauca*
Atropis distans	„ *cristata*
Bromus pl. sp.	„ *setacea*
Desmarezia sicula	„ *albescens*
Sesleria Heufleriana	—
Graphephorum arundinaceum	—
Scolochloa festucacea	—
Ampelodesma tenax	—
Briza media	—
Molinia altissima, coerulea	—
Brachypodium pl. sp.	—
Uniola latifolia	—
Eragrostis abyssinica	—
Catabrosa aquatica	—

Hordeae:

Psilurus nardoides	*Lepturus incurvatus*
Aegilops pl. sp.	—
Asprella Hystrix	—
Elymus pl. sp.	—
Triticum pl. sp.	—
Secale pl. sp.	—
Hordeum pl. sp.	—
Lolium pl. sp.	—

Bambuseae:

Dendrocalamus strictus	—
Bambusa stricta	—

Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, daß weiche Endosperme in mehreren Unterfamilien der Gramineen, also polyphyletisch entstanden sind, sowie daß manche nahestehende Verwandtschaftskreise in der Beschaffenheit ihres Endosperms voneinander

differieren. So ist es z. B. interessant, daß in der *Avena* sens. lat. die Untergattung *Arrhenatherum* so wie *Avena* harte, dagegen *Avenastrum* so wie *Trisetum* weiche Endosperme besitzen. Eine ähnliche Differenz besteht zwischen *Agrostis* und *Apera*.

Wie schon erwähnt, kann man vielfach die weichen Endosperme aus den angeschnittenen Samen sehr leicht schon durch Druck mit einer Nadel herauspressen. Dabei rundet sich die ausgedrückte emulsionsartige Masse kugelig, ähnlich wie eine zähe Flüssigkeit ab. Ich glaube deswegen, daß man berechtigt wäre, in diesen Fällen von flüssigen Endospermen zu sprechen, wobei natürlich von keiner reinen Flüssigkeit, sondern von einer flüssigen Emulsion die Rede ist.

Das flüssige Medium besteht aus Fett, Eiweiß, Stärkekörnern, Resten von Plasma, sowie Zellkernen. Wasser ist mikrochemisch nicht nachweisbar. Zerdrückt man nämlich die weiche Endospermmasse auf Fließpapier, so bekommt man durchsichtige Fettflecke; zerdrückt man sie auf blauem Kobaltpapier, so bemerkt man keine Rötung, die doch bei Vorhandensein von Wasser in den Endospermen auftreten müßte. Daß die weichen Endosperme sehr fettreich sind, zeigen: die intensive Schwärzung nach Osmiumsäurebehandlung, die intensive Rotfärbung mit Alkannatinktur, die blaue Färbung mit Zyanin, sowie die reichliche Bildung der aus Nadeln zusammengesetzten Kristallbüschel nach Zugabe einer Mischung von konzentriertem Ammoniak und konzentrierter Kalilauge zu gleichen Teilen (Reaktion von M o l i s c h). Werden kleine Massen der weichen Endosperme auf einem Objektträger mit einem Wassertropfen bedeckt, so treten sofort aus denselben kleine Fetttröpfchen hervor, die sich auf der Wasseroberfläche rasch ausbreiten. Dabei werden massenhaft äußerst kleine Eiweißkörnchen, sowie auch einzelne Stärkekörner aus den zähen Endospermen herausgelöst und während der rapiden Ausbreitung der Fetttröpfchen auch an der Wasseroberfläche ausgebreitet. In den mehr weichen Endospermen lassen sich nach Zugabe von Wasser außer den oben beschriebenen noch merkwürdige Bewegungserscheinungen konstatieren, die an die Bildung der s. g. Myelinformen erinnern. Es werden nämlich an zahlreichen Stellen der benetzten Oberfläche pseudopodienähnliche Auswüchse sehr schnell, sogar sprudelweise gebildet, die sich verzweigen, wachsen, verlängern, sogar netzartig anordnen und endlich in Tropfen zerfallen. Änliche Bewegungserscheinungen sind

auch nach Zugabe von 50%-igem Alkohol zu sehen. Nach Zugabe von Äther, Chloroform, Petroläther oder Xylol entquellen den Endospermmassen enorm starke Strömungen, durch die nicht nur Fett und kleine Eiweißkörnchen, sowie Aleuronkörner, sondern auch die zusammengesetzten Stärkekörner, Plasmamassen und Zellkerne herausgerissen und nach den Rändern des lösenden Tropfens getrieben werden, wobei keine oder fast keine Reste des Zellwandskeletts zu sehen sind.

Obwohl die untersuchten Arten verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Gramineen angehören, sind die Stärkekörner derselben einander sehr ähnlich, sie sind nämlich aus sehr zahlreichen Teilkörnern zusammengesetzt und die Teilkörner gehören zu den kleinsten im Pflanzenreiche. Als Beispiel mögen einige Zahlen dienen. Die Stärkekörner wurden in Jodjodkali untersucht und diejenigen unter 1 μ Durchmesser nicht genauer gemessen.

Art	Gestalt der zusammengesetzten Körner	Länge	Breite	Breite der Teilkörner in μ
Dactylis glomerata . .	kugelig oder oval	46	16	$2^1/_2$
„ *Aschersoniana* .	„ „ „	34	20	$2^1/_2$—2
Apera Spica venti . .	„ „ „	29	14	2—1
Avena desertorum . .	„ „ „	17	10	$2^1/_2$—1
Uralepis cuprea . . .	„ „ „	20	12	$1^1/_2$—1
Beckmannia eruciformis.	kugelig	—	20	$2^1/_2$
Alopecurus pratensis . .	„	—	20	2—$1^1/_2$
Lepturus incurvatus . .	oval	34	19	2—1

Von anderen Bestandteilen der Endospermzellen treten tingiert die Zellkerne sehr deutlich hervor. Sie haben eine unregelmäßige, vielfach verästelte Gestalt, sind sogar netzförmig durchbrochen (Fig. 1) ähnlich denjenigen, die bei *Zea Mays* (— welche jedoch ein hartes Endosperm besitzt —) Raciborski[1]) beschrieben und abgebildet hat. Doch sind die Zellkerne der weichen Endosperme

[1]) M. Raciborski, Przyczynek do morfologii jądra. Rozpr. Akad. Umiej., Bd. XXIV.

nicht wie bei *Zea* durch Druck der Stärkekörner, sondern der eiweißhaltigen Zellbestandteile deformiert.

Mit Hilfe der Millon'schen Reaktion läßt sich Eiweiß sehr reichlich nachweisen. Es sind einerseits winzig kleine Körnchen, weiter größere, runde Aleuronkörner, dann amorphe Massen, die, mit Fett imprägniert, Zwischenräume zwischen den Stärkekörnern ausfüllen. Von diesen Eiweißmassen konnte ich in den weichen

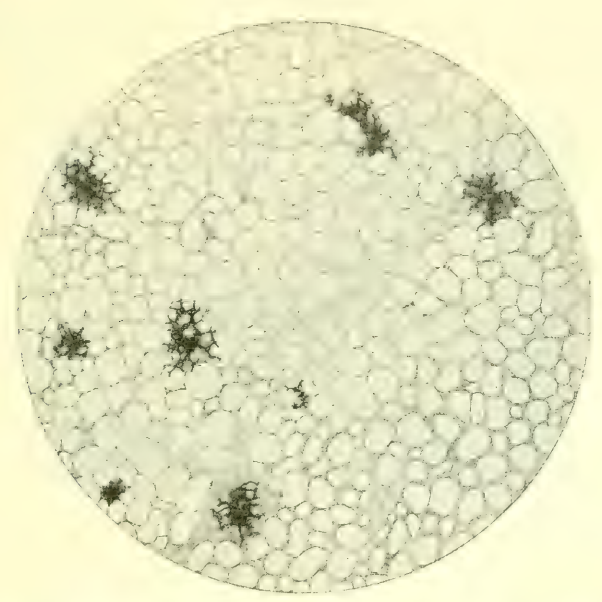


Fig. 1. *Avena desertorum.* Mikrotomquerschnitt der breiartigen Endospermmasse, die in dieser Partie keine Spur der Zellwände zeigt, mit sehr stark verästelten, sehr deutlichen Zellkernen. Die Stärkekörner, die in der Zeichnung weiß gelassen wurden, bestehen aus sehr zahlreichen Teilkörnern.

Endospermen das Plasma auf dem Wege der Tinktion leider nicht unterscheiden.

Das meiste Interesse erwecken in den weichen Endospermen natürlich die Zellwände der Endospermzellen. An Mikrotomschnitten sind die Zellwände der Kleberschicht ganz normal entwickelt und erhalten. Diese geben eine violette Zellulosereaktion mit Chlorzinkjod. Die Zellwände der stärkehaltigen Endospermzellen sind nur ausnahmsweise hie und da erhalten. Trotzdem an Mikrotomschnitten die Umrisse einzelner Endospermzellen erhalten sind,

sucht man vergebens nach deren Zellmembranen, nur hie und da sind hievon kleine Reste übriggeblieben. Solche sind besonders da zu sehen, wo drei Zellen aneinander stoßen. Diese Reste geben keine Zellulosereaktion mit Chlorzinkjod, färben sich gar nicht mit Jodkalijod. Welche Umwandlung diese Zellwände während der Reife der Samen erlitten haben, konnte ich nicht feststellen. Mit Wasser quellen die Reste jener Zellwände nicht merklich auf, mit Rutheniumrot erfolgt keine Rotfärbung derselben.

Alle untersuchten Gramineen mit weichen Fettendospermen zeigen während der Keimung zwei morphologisch-biologische Beson-



Fig. 2. Endospermzellen von *Apera Spica venti*. Die Umrisse der einzelnen Zellen sind deutlich zu sehen; von ihren Zellwänden ist fast nichts mehr geblieben.

derheiten des Scutellums, die offenbar im Zusammenhang mit der Weichheit der membranlosen Endosperme stehen, und zwar sind es: das Auswachsen der Spitze des Scutellumblattes mehr oder weniger tief in das Fettendosperm hinein sowie das Auswachsen der Epithelzellen der freien Scutellarspitze, auch z. T. derjenigen der Scutellumbasis in Gestalt von langen, den Wurzelhaaren ähnlichen Absorptionshaaren in die breiartige Endospermmasse.

Die freie, schon in reifen Samen angelegte Scutellarspitze wächst infolge des Längenwachstums der Zellen während der Keimung zur mehrfachen Länge aus. Sie ist entweder pfriemenförmig (z. B. *Trisetum flavescens*) oder pfriemenförmig mit flacher, verbreiteter Basis (z. B. *Lepturus incurvatus*) oder pfriemenförmig und flach (bei mehreren *Avenastrum*-Arten), sogar mit wellenartig ge-

bogenen Rändern *(Avena versicolor)*. Es findet also bei diesen Gräsern eine Differenzierung des Scutellums in zwei Teile statt, nämlich in die dorsiventral gebaute Scutellumbasis, die mit der jungen Keimpflanze zusammenhängt, und die freie, bedeutend längere



Fig. 3. *Dactylis glomerata.* Längsschnitt durch die Keimpflanze. Die Scutellarspitze gebogen. Die äußere Scutellumseite mit haarförmigen Epithelzellen.

Scutellumspitze. Diese wächst vielfach fast bis zum Ende des Endospermsackes *(Avena planiculmis, Lepturus ovatus)* empor und ist bei manchen Arten *(Dactylis glomerata)* noch schwach dorsiventral ausgebildet, indem ihre innere, also auch die obere, der Kleberschicht nähere Seite mit weniger reichlichen Absorptionshaaren, als die untere (also die äußere, den größeren Massen der Endospermnahrung zugewandte) Seite bedeckt ist. Bei anderen der un-

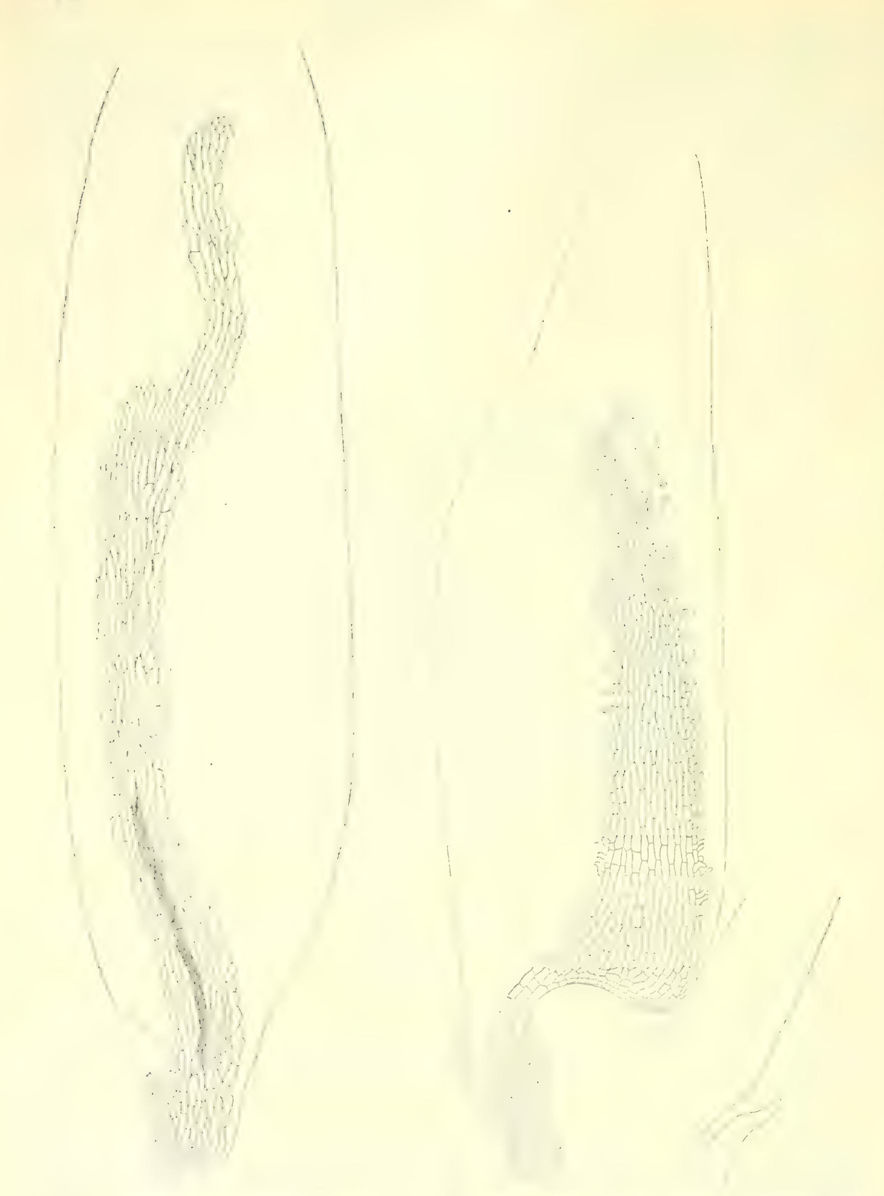


Fig. 4. *Avena planiculmis.* Samen eines Keimlings längs durchschnitten. Die Scutellarbasis ist sehr kurz, die Scutellarspitze verläuft bis zum Ende des Endospermsackes mitten durch die nicht gezeichnete, breiartige Endospermmasse.

Fig. 6. *Avena desertorum.* Längsschnitt des Scutellums. Die lange Scutellarspitze verläuft mitten im Endosperm. Die Epithelzellen sind zu langen Absorptionshaaren ausgewachsen.

tersuchten Arten ist sogar von dieser schwachen Dorsiventralität der Scutellumspitze nichts mehr zu sehen. Diese ist entweder radiär *(Trisetum)* oder bilateral *(Avena desertorum)* gebaut. Nicht immer wächst die freie Scutellarspitze ganz gerade in die Basis des Endospermsackes hinein, bei *Dactylis glomerata* wächst häufig der apikale Teil der Scutellarspitze schief oder bogenförmig in das Innere.

Die freie Scutellarspitze der Gramineen mit weichen Endospermen erinnert trotz aller Verschiedenheit der Form an die freien und zentralen Haustorien der Palmen, ist jedoch mit dem Typus der Gramineen, die seitlich am Endosperm liegende und dorsiventrale Haustorien besitzen, durch Übergänge, wie wir solche oben bei *Dactylis* erwähnt haben, verbunden. Man findet allerdings freie Scutellarspitzen der Gramineen nicht unbedingt nur bei Pflanzen mit weichem Fettendosperm; es hat doch solche, wenn auch sehr kleine schon Haberlandt in seiner „Pflanzenanatomie" bei *Briza minor* abgebildet und beschrieben; *Briza media*, die ein ganz ähnliches Verhalten zeigt, und die ich untersucht habe, besitzt doch ein hartes Endosperm.

Bei allen untersuchten Keimlingen mit weichen Fettendospermen findet ein starkes Längenwachstum der Zellen der freien Scutellumspitze während der Keimung statt, wodurch die Zellen derselben an den Längsschnitten mehr oder weniger lang und schlauchartig ausgezogen erscheinen. Dieser Dehnung unterliegen in noch stärkerem Maße die oberflächlichen Epithelzellen, die dabei an ihrem apikalen Ende in lange Haare frei auswachsen, während ihre Basis den inneren Zellen parallel gerichtet bleibt. Die freien Haarspitzen derselben sind (z. B. bei *Avena desertorum*) bis 80 μ lang, wachsen entweder senkrecht zur Oberfläche des Scutellums aus, oder schlängeln sich hie und da zwischen den Klumpen des Endosperms. In diesen langen Epithelhaaren haben wir biologisch Absorptionshaare vor uns, die den typischen Wurzelhaaren analog und äußerst ähnlich sind. Man könnte dieselben sogar trotz der anderen Lokalisation als den Wurzelhaaren homolog betrachten. Es werden doch die bei den Gramineenkeimlingen so häufigen Absorptionshaare der Coleorrhiza-Oberfläche allgemein und ohne Beanstandung als Wurzelhaare betrachtet, und bei mehreren Gräsern treten ähnliche Haare sogar auf dem Epiblast (*Dactylis glomerata* u. a.) auf. Jedenfalls muß ich betonen, daß zwischen den

Absorptionshaaren des Scutellums und denen der Wurzel bei einer und derselben Pflanzenart kleine Unterschiede auftreten. So sind nämlich die Wurzelhaare viel länger und dünner als die Scutellumhaare, Differenzen, die möglicherweise mit der Verschiedenheit der zu resorbierenden Nahrung (wenigstens teilweise) zusammenhängen. Bei mehreren Arten verlängern sich jedoch nicht alle, oder nur wenige Epithelzellen der Scutellumbasis *(Avena Besseri)*, und auf diese Weise sind bei den Gramineen ale Übergänge zwischen den gewöhnlichen Epithelsaugzellen (*Zea Mays* u. a.) und den den Wurzelhaaren ähnlichen vorhanden.

Zusammenfassung:

Bei mehreren Grasarten, die verschiedenen Unterfamilien angehören, sind die reifen Endosperme sehr fettreich und außerdem weich. Die Zellmembranen der stärkeführenden Endospermzellen verschwinden vor der Reife, so daß das Endosperm zu einer breiartigen Masse wird, die, aus dem Samen ausgedrückt, sich abrundet. Bei allen solchen Arten, die untersucht wurden, ist das Scutellum in zwei Teile, nämlich die dorsiventrale Scutellarbasis und die Scutellarspitze differenziert. Die Scutellarspitze bleibt während der Keimung der Kleberschicht nicht anliegend, sondern wächst tief und weit mitten in die Endospermmasse hinein. Ihre Epithelzellen wachsen zu langen Absorptionshaaren aus. Ohne eine chemische Untersuchung des Reifungs- und des Keimungsprozesses dieser Samen läßt sich über die ökologische Bedeutung der Weichheit der Endosperme nichts Sicheres aussagen. Jedenfalls wird infolge des Fehlens starrer Zellmembranen während der Keimung die zum Brei gewordene Endospermnahrung viel rascher als in den gekammerten Endospermen ausgenützt.

Herrn Profesor Dr. M. Raciborski bin ich für die Leitung und Ratschläge zum herzlichsten Dank verpflichtet.

Frl. Hel. Żurawska spreche ich für die Anfertigung der Zeichnungen meinen wärmsten Dank aus.

Biologisch-botanisches Institut der Universität Lwów (Lemberg).

Badania porównawczo-cytologiczne nad aparatem Golgi-Kopscha i nad stosunkiem tegoż do innych struktur w komórkach somatycznych i płciowych u różnych zwierząt. — Vergleichend-zytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere.

Mémoire

de M. **RUDOLF WEIGL,**

présenté par M. J. Nusbaum m. c. dans la séance du 6 Mai 1912.

(Planche XV).

I. Einleitung.

Einführung in die Probleme.

Das reiche Tatsachenmaterial, das uns die Untersuchungen Golgi's und seiner älteren Schule [1]), wie auch die Bergen's [2]), Sjövall's [3]) und Cajal's [4]), insbesondere aber eine Reihe von Arbeiten italienischer Forscher der letzten Jahre [5]) zur Verfügung stellten, gestattete erst, sich etwas eingehender über das Vorkom-

[1]) Literatur bei C. Golgi, Sur une fine particularité de structure de l'épithélium de la muqueuse gastrique et intestinale de quelques vertébrés. Arch. Ital., T. 51, 1909.

[2]) F. v. Bergen, Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder (Netzapparate, Saftkanälchen, Trophospongien) im Protoplasma verschiedener Zellenarten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64, 1906.

[3]) E. Sjövall, Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Anat. Hefte H. 91, 1906.

[4]) R. Cajal, Les conduits de Golgi-Holmgren du protoplasma nerveux, et Trav. lab. rech. biol. d. l'Univ. de Madrid, T. 6, 1908, auch T. 3, 1904.

[5]) Literatur bei G. d'Agata, Über eine feine Struktureigentümlichkeit Epithelzellen der Gallenblase. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, 1911.

men und den Bau der unter die Bezeichnung des Golgi'schen „Apparato reticolare interno“ fallenden Strukturen, in beinahe allen Zellen des Wirbeltierkörpers, zu orientieren.

Diese Arbeiten bewiesen uns auch erst, daß wir es da mit einer allgemeineren, beinahe allen Zellen des Wirbeltierkörpers zukommenden Struktur zu tun haben. (Nur den Belegzellen der Magendrüsen spricht Golgi einen Apparato reticolare ab). Sie waren jedoch trotz Enthüllung noch manch interessanter Einzelheiten nicht imstande, uns dem eigentlichen Ziele dieser Forschungen, und zwar der Eruierung der Bedeutung und Funktion, die diesen Strukturen im Zellenleben zukommt, näher zu bringen. Da uns andererseits auch die experimentelle Fragestellung bislang im Stiche ließ, so erwies es sich, um doch irgendwelche neue Anhaltspunkte zu gewinnen, vor allem als höchst wünschenswert, für diese Untersuchungen erst eine breitere Basis zu schaffen, um dann vielleicht doch leichter zum Ziele zu gelangen.

Um nun weitere Horizonte zu gewinnen, mußten vorerst einige Kardinalfragen gelöst werden. Vor allem mußten vergleichende Studien einsetzen, die uns über die Verbreitung und den Bau dieser Strukturen im ganzen Tierreich orientieren könnten, die uns also erst zeigen sollten, ob wir es im Golgi-Apparat mit einer allen Zellen eines jeden Organismus im ganzen Tierreich inhärenten Struktur zu tun haben. Durch weitere Untersuchungen sollte dann auch gezeigt werden, ob in dieser Hinsicht bei allen Zell- und Tierformen ein einheitlicher Bauplan existiert, inwiefern da also überhaupt von einer Homologie die Rede sein kann und in welcher Richtung (ob morphologischer oder stofflicher) und wie weit sie durchführbar ist, ob sie sich z. B. nur auf eine oder verschiedene Gattungen einer Familie beschränkt, oder ganze Gruppen umfaßt u. s. w.

Die von diesem Gesichtspunkt aus unternommenen Untersuchungen — die sich bislang hauptsächlich auf unser Laboratorium beschränken — enthüllten uns schon jetzt, bei einem zwar reichen, aber dennoch keinesfalls vollständigen Tatsachenmaterial, manch interessante und bei der Beurteilung dieser Gebilde keinesfalls zu unterschätzende Einzelheiten.

Als Hauptresultat dieser vergleichenden Untersuchungen möchte ich dieses hervorheben: mit unzweideutiger Klarheit sehen wir nun, daß wir in diesen Bildungen ein zwar konstantes, aber je nach

der Tier- und Zellkategorie in morphologischer, einigermaßen auch in stofflicher Hinsicht veränderliches Zellorgan vor uns haben.

Es sei mir auch erlaubt, in aller Kürze auf die Tatsachen, die uns das vergleichende Studium der Golgi-Kopsch'schen Apparate bei verschiedenen Zellkategorien und Tiergruppen erschloß, hinzuweisen.

II. Vorkommen, Bau und Verhalten des Golgi-Apparats bei verschiedenen Tiergruppen und die Kriterien der Homologisierung dieser Gebilde.

Die erste und wichtigste Frage nach der Ubiquität dieser Bildungen muß aller Wahrscheinlichkeit nach bejahend beantwortet werden. Denn in keiner Zellkategorie der verschiedensten Tiere, die bisher in dieser Hinsicht untersucht wurden, fehlt der Apparat[1]. Es wurde also dadurch, wenn auch nicht vollkommen erwiesen, so doch sehr wahrscheinlich gemacht, daß der Apparat einen allgemeinen, jeder lebenden und funktionierenden Zelle inhärenten und konstanten Zellbestandteil bildet. Natürlich werden da Zellen, die in extremer Richtung einseitig differenziert wurden, nicht in Betracht gezogen.

Was die zweite Frage, und zwar die Übereinstimmung dieser Strukturen in morphologischer Hinsicht anbelangt, so zeigte das vergleichende Studium verschiedener Tiergruppen, daß in dieser Beziehung eine allgemeine, alle Tiergruppen umfassende Homologie nicht existiert, in beschränktem Maße jedoch — im Bereich einiger Tiergruppen — durchführbar ist. Danach erwiesen sich die Verallgemeinerungen, die durch das Studium des Apparats der Wirbeltierzellen gewonnen wurden, für die Wirbellosen als unhaltbar.

Beim Studium des Apparats der Wirbeltiere schienen nämlich die gefundenen Verhältnisse in allen denjenigen Zellen, wo ein Apparat einwandfrei beschrieben wurde[2], dafür zu sprechen, daß

[1]) Es sei erwähnt, daß ich auch in den Belegzellen der Magendrüsen bei Säugetieren — entgegen den Angaben Golgi's — Schwärzungen erhielt.

[2]) Die in den quergestreiften Muskelzellen seinerzeit von Veratti als Golgi-Apparat beschriebenen Strukturen möchte ich meinerseits nicht als zu diesen

der Bauplan des Apparats jeder Zelle eines Organismus, im Grunde genommen, gleich bleibt, bei den Wirbeltieren z. B. überall in Gestalt eines stärker oder schwächer entwickelten Netzes auftritt.

Auch das vergleichende Studium der Morphologie des Apparates, das sich im Bereich einiger Zellkategorien: Nervenzellen, Epithelzellen des Magens, des Darmes und der Bauchspeicheldrüsen, auf verschiedene Repräsentanten aller Wirbeltier-Klassen bezog, bewies mir, daß bei allen Wirbeltiergruppen die Ausbildung der Apparate dieser Zellen, im Grunde genommen, überall die gleiche ist, daß also in dieser Hinsicht eine vollkommene Übereinstimmung im ganzen Kreise herrscht.

Erst das Studium der Wirbellosen, vor allem das der Gasteropoden, zeigte uns dann, daß die morphologische Ausbildung des Apparats nicht nur für analoge Zellen eines Organs (Nervenzellen) bei verschiedenen Ordnungen einer Klasse, sondern sogar im Bereiche eines Organismus in verschiedenen Zellen auch grundverschieden sein kann. Dadurch wurde selbstverständlich die Frage, ob vielleicht eine Übereinstimmung im Bau der Apparate im Bereiche einer Zellkategorie bei verschiedenen Tiergruppen besteht, negativ beantwortet. Angesichts dessen unterlagen auch die Kriterien der Homologisierung dieser Bildungen einer gründlichen Umgestaltung.

Es drängt sich da demzufolge vorerst die Frage auf, welche Kriterien es sind, die uns berechtigen, Bildungen, die bei verschie-

Gebilden gehörig ansehen. In Muskelzellen junger Wirbeltiere erhielt ich Schwärzungen vom Charakter, wie sie neulich im Herzmuskel Emer. Luna beschrieb. Diese Gebilde möchte ich eben als den Rest des vielleicht hier etwas verkümmerten Golgi-Apparats ansehen. In Muskelzellen Wirbelloser, und zwar bei *Piscicola* fand Fräulein Kulikowska an eben derselben Stelle, nämlich an den Kernpolen im noch undifferenzierten Plasma, einen aus schön entwickelten und Netze bildenden Fäden bestehenden Apparat.

Auch die von Sinigaglia in roten Blutkörperchen der Amphibien beschriebenen Bildungen entsprechen höchstwahrscheinlich nicht dem intrazellulären Golgi-Apparat, obwohl sie sich, wie ich an meinen Blutpräparaten von Frosch, Salamander, *Triton*, Axolotl und *Proteus* konstatieren konnte, auch leicht und intensiv mittels der Osmiummethoden — also der elektivsten Apparatmethoden — schwärzen. Ihrem Bau nach scheinen jedoch diese Bildungen eher einen Stützapparat der Blutkörperchen zu repräsentieren, und ich möchte sie auch eher den Langenhans'schen Netzen der Leydig'schen Zellen der Amphibienhaut zur Seite stellen.

denen Tiergruppen in so mannigfacher Ausbildung auftreten, zu homologisieren.

Bei der Beantwortung dieser äußerst wichtigen Frage muß ich etwas weiter ausholen, vor allem aber zu den bei dem Studium der Wirbeltiere sich ergebenden Kriterien zurückgreifen.

Bei dem vergleichenden Studium der Wirbeltiere [1]), das sich, wie schon erwähnt wurde, wenigstens im Bereiche einiger Zellkategorien, auf beinahe alle Repräsentanten dieses Tierkreises ausdehnte, konnten ganz einwandfrei zweierlei Art Kriterien, und zwar morphologischer und histochemischer Natur ermittelt werden, die es vollends gestatteten, in beinahe jedem Falle eine unzweideutige Diagnose aufzustellen, folglich auch das Auseinanderhalten verschiedener Strukturen ermöglichten. Es zeigte sich nämlich erstens, daß die morphologische Ausbildung, im Grunde genommen, für alle Zellen des Wirbeltierkörpers konstant ist; dies bestätigen auch die Angaben der Autoren für alle bisher untersuchten Zellen der Wirbeltiere. Überall tritt der Apparat in Gestalt eines mehr oder weniger stark entwickelten Netzes auf, das sich vorwiegend in der größten Plasmamasseanhäufung der Zelle ausbreitet. Schon durch diesen Netzcharakter bleibt der Apparat der Wirbeltierzelle scharf von anderen Strukturen, z. B. den Mitochondrien unterschieden.

Noch schärfer trat jedoch das Verhalten gegen angewandte Reagenzien hervor. In dieser Richtung ausgeführte, eingehende Untersuchungen zeigten mir zur Genüge, daß wir es im Apparat überall im großen und ganzen mit ein und derselben Substanz zu tun haben. Das Substrat dieser Bildungen ist, diesen Untersuchungen gemäß, eine zusammengesetzte Substanz, deren Hauptkomponenten eine lezithinartige Verbindung ausmacht, die durch Osmiumsäure konserviert und bei längerer Einwirkung derselben geschwärzt wird, infolgedessen auch die Osmiumschwärzung der Präparate herbeiführt. Nach Anwendung von gewöhnlich in der Histologie gebrauchten Färbungen, z. B. Karmin, Hämatoxylin, auch Eisenhämatoxylin (Heidenhain) und Kristall-

[1]) Studya nad aparatem Golgi-Kopscha i trofospongiami Holmgrena w komórkach nerwowych kręgowców. Archiwum Naukowe, dział II, tom I, 1910.

O aparacie Golgiego-Kopscha komórek nabłonkowych w jelicie kręgowców i stosunku jego do innych struktur. Festschrift für Prof. J. Nusbaum, 1911.

violett (Benda), läßt sich auch der mit Osmium fixierte Apparat in der Regel nicht im positiven Bilde nachweisen.

Bei Konservierung der Präparate in Reagenzien, welche Lezithin nicht konservieren, z. B. Alkohol, Sublimat, Trichlormilchsäure u. s. w., wird auch die sich mit Osmium schwärzende Substanz nicht konserviert, sie unterliegt vielmehr nach vorhergehender stärkerer oder schwächerer Quellung einem Zerfall, der sich durch sekundäre Osmierung nachweisen läßt. Die Zerfallprodukte werden dann durch den Entwässerungsalkohol ausgelaugt. Demzufolge tritt auch der Apparat in solchen Präparaten des öfteren als System von hellen Kanälchen (Trophospongienkanälchen Holmgren's) auf.

Weiter bewiesen dann auch diese Untersuchungen, daß wir im Apparat, außer den lezithinartigen Substanzen, noch konstant andere, und zwar spezifische Substanzen vorfinden, die sich mit beinahe allen Reagenzien konservieren lassen, durch Osmiumsäure jedoch nicht geschwärzt werden, auch durch gewöhnliche Färbungen nicht färbbar sind, sich dagegen nach Holmgren (frisch bereitetes Fuchselin) intensiv und spezifisch färben lassen.

Dadurch wurde nun gezeigt, daß wir es im Apparat mit einer zusammengesetzten Substanz (vielleicht einem Lezithinalbumin) zu tun haben, die erst durch die Wirkung der Reagenzien in ihre Komponenten: sich mit Osmium schwärzende, in gewöhnlichen Reagenzien lösliche, sowie unlösliche, mit Fuchselin sich färbende, gespalten wird.

Die auf diese Weise ermittelten Kriterien erlitten jedoch durch das fortschreitende Studium der Wirbellosen immer größere Einschränkungen.

Zwar ließ es sich konstatieren, daß bei einigen Repräsentanten der Wirbellosen, z. B. Borstenwürmern und Hirudineen in allen bisher untersuchten Zellkategorien, insbesondere Nervenzellen und Epithelzellen, auch Drüsen- und Muskelzellen, wie die im hiesigen Laboratorium ausgeführten Untersuchungen von Fräulein Białkowska u. Kulikowska[1]) und von Frl. Kulikowska zeigten, sowohl in morphologischer Hinsicht, wie auch im Bau der Substanz des Apparats eine vollkommene Übereinstimmung mit den der

[1]) Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat der Nervenzellen bei den Hirudineen und *Lumbricus*. Anat. Anz., Bd. 38, 1911.

Wirbeltiere herrscht; auch da haben wir es überall mit stark entwickelten Netzen zu tun, deren Substanz sich gegen angewandte Reagenzien und Färbungen analog verhält, wie die Substanz der Golgi-Netze der Wirbeltiere. Bei anderen Wirbellosen stießen wir jedoch auf Verhältnisse, die in dieser Hinsicht eine Umwälzung brachten. So bewiesen mir vorerst die Untersuchungen über den Golgi-Apparat der Gasteropoden[1], daß wir es in diesen Strukturen nicht mit einer Einrichtung zu tun haben, deren Morphologie in allen Zellen konstant wäre. Es zeigte sich nämlich, daß der Golgi-Apparat bei einigen Repräsentanten dieser Klasse konstant in einer Form auftritt, die vom Typus des Wirbeltierapparats grundverschieden ist. Bei *Helix* z. B. besteht der Apparat lediglich aus kurzen, bakterienförmigen oder gebogenen, aber nur ausnahmsweise gewundenen Fäden, die oft dicht gedrängt stehend, beinahe das ganze Entoplasma der Zelle einnehmen. (Vergl. Fig. 1). In anderen Zellkategorien dieses Tieres, z. B. Darm- und Lebergang-Epithelzellen, wie auch verschiedenen Drüsenzellen, finden wir dann überall wieder konstant elegante, stark ausgebildete Netze.

Bei einem anderen Repräsentanten dieser Klasse, u. zw. *Tethys*, begegnen wir wieder unter den Nervenzellen außer solchen mit nur isolierten Apparatfäden, auch Zellen mit einem Apparat, der aus längeren, gewundenen, sich auch stellenweise verzweigenden und anastomosierenden Fäden besteht, auf diese Weise also auch schöne Netze bildet. Dadurch nähert sich der Apparat dieser Zellen wieder dem der Wirbeltiere und liefert uns hiemit einen schönen Übergang vom *Helix*-Typus zu dem der Wirbeltier-Nervenzellen.

Das Verhalten der Apparatsubstanz gegen Reagenzien blieb dagegen für die genannten Zellen der Gasteropoden dasselbe, wie wir es bei den Wirbeltieren fanden. Auch hier, so in den Nerven, wie in den Epithelzellen, ließ sich der Apparat nur durch Osmiumsäure konservieren — durch die er nach längerer Einwirkung geschwärzt wurde — blieb dagegen nach Anwendung gewöhnlicher Fixierungs- und Färbungsmethoden unsichtbar.

Diese Ergebnisse mußten selbstverständlich zu der Überzeugung führen, daß wir es in diesen Bildungen nicht mit einem Apparat

[1] R. Weigl, Zur Kenntnis des Golgi-Kopsch'schen Apparats in den Nervenzellen verschiedener Tiergruppen. Verhandl. d. VIII. Internat. Zoologen-Kongresses zu Graz, 1910.

im Sinne einer passiven, in morphologischer Hinsicht konstanten Einrichtung, z. B. einem Exkretions-Kanälchenapparat oder dergleichen zu tun haben. Sie zeigten also, daß bei der Beurteilung dieser Bildungen der Schwerpunkt nicht in die morphologische Ausbildung, sondern vielmehr in die Natur der Apparatsubstanz selbst, vielleicht vorwiegend in seine Lezithinstoffe, zu verlegen ist.

Weitere Untersuchungen, die sich auf die Nervenzellen anderer Evertebraten, und zwar der Cephalopoden, Krustaceen und Insekten bezogen, ließen in bezug auf die bislang ermittelten Verhältnisse, außer noch schärfer ausgeprägten morphologischen Verschiedenheiten im Bau der Apparate, auch tiefergreifende Abweichungen in anderer, nämlich histochemischer Hinsicht feststellen. Sie bewiesen nämlich, daß auch das Verhalten der Apparatsubstanz gegen angewandte Reagenzien nicht überall konstant ist, uns also ebenfalls kein sicheres Unterscheidungsmerkmal dieser Bildungen gewährleistet.

Was die morphologische Ausbildung der Apparate dieser Tierklassen anbelangt, so sei hervorgehoben, daß wir hier allen Formen der Apparate begegnen; also Zellen mit nur kurzen, rigiden oder gebogenen Stäbchen; als Übergangszellen solchen mit geschlängelten und verästelten Fäden und Zellen mit Netze bildenden Apparaten in allen Abstufungen.

So besteht z. B. der Apparat der Ganglienzellen bei Cephalopoden (Fig. 2), wie meine Präparate zeigen [1]), vorwiegend aus kürzeren und längeren, gewundenen Fäden, die sich nur spärlich verzweigen und auch selten Verbindungen eingehen, also im Vergleich zu den Wirbeltieren ein nur lockeres und auch nur gruppenweise auftretendes Netz bilden; diese zeigen uns demzufolge in ihrem Habitus eine vermittelnde Form zwischen dem Apparat der Gasteropoden z. B. und dem der Wirbeltiere.

Der Apparat der Nervenzellen der Krustaceen besteht dagegen — wie es aus den Untersuchungen Poluszyński's [2]) erhellt — bei allen von diesem Forscher untersuchten Formen lediglich aus kurzen, geraden oder kreisförmig gekrümmten, öfters bis beinahe

[1]) R. Weigl, Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat in den Ganglienzellen der Cephalopoden. Bull. d. Acad. d. Sciences de Cracovie, 1910.

[2]) G. Poluszyński, Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Krustaceen. Bull. d. Acad. d. Sciences de Cracovie, 1911.

zu Ringen geschlossenen Fäden, die in der ganzen Zelle zerstreut sind. (Sieh Fig. 4). Die Morphologie des Apparats der Insekten-Nervenzelle endlich kann dann — den Untersuchungen von Fräul. Kulikowska [1]) gemäß — je nach der untersuchten Spezies auch verschieden sein. Da begegnet man Formen, wo der Apparat nur aus ganz kurzen Fäden besteht, also vollkommen dem der Krustaceen gleicht (Vergl. Fig. 7), und wieder solchen, bei denen er schon aus längeren, geschlängelten und gewundenen Fäden, ähnlich den bei einigen Gasteropoden vorkommenden zusammengesetzt ist, um bei wieder anderen Formen sich dem der Cephalopoden und auch dem der Wirbeltiere zu nähern, also aus sich verästelnden und anastomosierenden, Netze bildenden Fäden aufgebaut ist. (Siehe Fig. 3).

Was nun das Verhalten der Apparate dieser drei Tierklassen angewandten Reagenzien gegenüber betrifft, das am eingehendsten bei den Krustaceen von Poluszyński untersucht wurde, so ließ es sich konstatieren, daß ihre Substanz sich gegen Osmiumsäure analog verhält, wie man es bei den Wirbeltieren und anderen Wirbellosen gefunden hat. Auch da ließ sie sich nur mittels starker Osmiumlösungen konservieren und nach längerer Einwirkung schwärzen, unterlag dagegen nach Einwirkung schwacher Lösungen einer Verquellung und partieller Auslaugung. In struktureller Hinsicht, wie auch anderen Reagenzien gegenüber, ist jedoch das Verhalten der Apparatsubstanz dieser Klassen ein in so mancher Richtung anderes. Schon der Apparat der Cephalopoden weicht in dieser Hinsicht in nicht unbedeutendem Maße von dem der Wirbeltiere und anderer Evertebraten, z. B. der Gasteropoden und Würmer ab. Hier läßt sich nämlich, auch nach kurzer Osmiumfixierung, der Apparat mittels gewöhnlicher Färbungen, z. B. Eisenhämatoxylin, Gentianaviolett verhältnismäßig leicht färben, also im positiven Bilde erhalten; ein Verhalten, das wir bei Wirbeltieren nur ausnahmsweise, oder nach langwieriger Einwirkung von Osmiumlösungen vorfanden.

Denselben Verhältnissen begegnete Poluszyński dann wieder in einer noch stärker ausgeprägten Form in den Nervenzellen der Krustaceen, wie auch Fräulein Kulikowska in denen der

[1]) Z. Kulikowska, O aparacie Golgiego-Kopscha w komórkach nerwowych u owadów. Festschrift f. Prof. J. Nusbaum. 1911.

Insekten. Hier läßt sich — den Untersuchungen dieser Autoren gemäß — der Apparat nicht nur nach Osmiumgemischfixierung schon beinahe konstant mittels Eisenhämatoxylin, Gentianaviolett u. s. w. im positiven Bilde darstellen, sondern tritt auch des öftern an in anderen Reagenzien (z. B. Sublimat, Trichlormilchsäure, Formol) konserviertem Material schön hervor.

Ein ganz extremes Verhalten finden wir in den Geschlechtszellen einiger Evertebraten, insbesondere Gasteropoden (schöne, stark ausgebildete Netze) und Insekten (in der Zelle zerstreute rigide Stäbchen). Hier läßt sich der Apparat beinahe konstant nicht nur in durch Osmiumgemische, sondern auch in durch viele andere Reagenzien konserviertem Material nachweisen und auch intensiv färben.

Die aus diesen Tatsachen sich ergebenden Schlüsse wären nun derart, daß die Zusammensetzung der diese Apparate aufbauenden Substanz eine etwas andere sein muß als bei den Wirbeltieren, daß auch in diesen Fällen möglicherweise die gegenseitige Bindung des Lezithins mit den übrigen, den Apparat aufbauenden Substanzen eine innigere ist, da die angewandten Reagenzien sie nicht so leicht und auch nicht in dem Maße wie bei den Wirbeltieren zu zersetzen vermochten.

Wenn wir uns alle bisher vorgebrachten Tatsachen, die uns das vergleichende Studium der Apparate brachte, vergegenwärtigen, müssen wir zu der Überzeugung kommen, daß bei der Beurteilung dieser Strukturen nicht nur das morphologische Kriterium ganz entfällt, sondern auch das Verhalten gegen Reagenzien solche Einschränkungen erfährt, daß es für sich allein als Kriterium der Homologisierung dieser Gebilde nicht mehr ausreicht. Wir besitzen also eigentlich kein einziges, in jeder Hinsicht untrügliches Kriterium für exakte Homologisierung dieser Bildungen, und erst das vergleichende Studium des Baues dieser Bildungen, wie auch des Verhaltens ihrer Substanz bei verschiedenen Tierklassen und Zellgruppen ermöglicht uns durch Auffindung verschiedener Übergänge, diese Bildungen auch da zu identifizieren, wo sie augenscheinlich ohne diesen Behelf nicht von anderen Bildungen, insbes. Mitochondrien (z. B. bei der Spermatogenese der Insekten) zu trennen wären.

Das vielleicht noch am meisten Vertrauen erweckende und in der Praxis sich auch wirklich überall bewährende Kriterium, näm-

lich das Verhalten gegen Osmiumsäure, verliert jedoch besonders dadurch an theoretischer Bedeutung, weil die Substanz der Mitochondrien, gerade in ihrem Verhalten gegen Osmiumsäure, sich der des Apparates in so mancher Hinsicht nähert. So werden denn auch, insbesondere bei einigen Objekten, z. B. Eizellen, nach langer Einwirkung von Osmiumsäure samt den Apparaten auch die Mitochondrien intensiv geschwärzt.

Da nun die Mitochondrien uns bei der Homologisierung der Golgi-Kopsch'schen Strukturen der Wirbellosen, insbesondere bei dem Studium der Geschlechtszellen, noch in anderer Hinsicht nicht leicht zu überwindende Schwierigkeiten in Weg stellen, so möchte ich eben diesen Verhältnissen auch etwas größere Aufmerksamkeit schenken.

III Der Golgi-Apparat und die Mitochondrien; ihr gegenseitiges Verhalten.

Bei Wirbeltieren, besonders in den somatischen Zellen, ist die Verwechslung der Mitochondrien mit dem Golgi-Apparat schlechtwegs ausgeschlossen. Zwar fehlt es besonders in mangelhaft konserviertem Material (z. B. Nebenhoden) nicht an Stellen, die uns, was die Ausbildung dieser Strukturen anbelangt, einen stufenweisen Übergang vom Apparat zu den Mitochondrien vortäuschen könnten. Stellenweise werden z. B. die Fäden des Apparats immer dünner, weisen auch einen granulären Bau auf, und die ganze Bildung verliert an Volumen; die Mitochondrien treten dagegen eben an solchen Stellen immer zahlreicher hervor. Oft hat es ganz den Anschein, als wenn die Mitochondrien aus den destruierten und sich auflösenden Apparatfäden hervorgingen. Eine Verwechslung dieser in morphologischer, histochemischer, bis zu gewissem Grade auch in funktioneller Hinsicht verschiedenen Bildungen — wie sie leider noch jetzt allzuoft stattfindet — ist nur auf eine Unkenntnis dieser Strukturen zurückzuführen. Dies gilt auch für die somatischen Zellen einiger Wirbellosen, z. B. mancher Anneliden und Gasteropoden.

Etwas anderen, schon schwieriger zu beurteilenden Verhältnissen begegnen wir in den Geschlechtszellen, besonders denen der niederen Wirbeltiere und der Gasteropoden. Hier lassen sich, wie allgemein bekannt, Strukturen wie Archoplasmaschleifen, Zentral-

kapseln, Pseudochromosomen, gewisse Teile des Idiosoms, Nebenkerns und Dotterkerns, also Bildungen, die insgesamt den Golgi-Kopsch'schen Apparat dieser Zellen repräsentieren, nach geeigneter Fixierung, insbesondere in Osmiumgemischen, bei manchen aber auch nach anderen Reagenzien, z. B. Sublimat, schon durch gewöhnliche Färbungen, besonders Eisenhämatoxylin schön färben.

An solchen Präparaten können selbstverständlich diese Bildungen gleichzeitig mit den ebenfalls durch diese Methoden sich färbenden Mitochondrien auftreten. Wenn wir dann noch die Veränderungen berücksichtigen, die während der Umwandlungen der Keimzellen, insbesondere während ihrer Teilungen, so im Mitochondrial- wie im Golgi-Apparat vor sich gehen, wenn wir sehen, daß einerseits die Mitochondrialfäden Formen annehmen, die denen der Apparatfäden auffallend gleichen, andererseits auch des öfteren der Apparat in einzelne Fäden zerfällt, die wieder denen der Mitochondrien ähneln, so ist es auch nicht verwunderlich, daß es oft äußerst schwer fällt oder auch schlechtwegs unmöglich ist, an solchen Präparaten, diese zwei Bildungen auseinanderzuhalten. Erschwerend wirkt bei der Auseinanderhaltung dieser Bildungen auch noch der Umstand, daß unter gewissen Bedingungen sich die Mitochondrien dieser Zellen ebenfalls mit den Apparatmethoden darstellen lassen.

In all diesen Fällen, also sowohl was die Geschlechtszellen der Wirbeltiere, wie auch die der Gasteropoden anbelangt, besitzen jedoch einerseits die Methoden für die Darstellung des Apparates, andererseits die Mitochondrienfärbung Benda's soviel Elektivität, daß sie an gelungenen Präparaten — die auch keineswegs schwer zu erzielen sind — diese Gebilde nicht nur färberisch verschieden darstellen, sondern überhaupt die andere Bildung ganz ungefärbt lassen können.

Es läßt sich nämlich eine gleichzeitige Schwärzung des Apparates und der Mitochondrien in nach den Osmiummethoden behandelten Präparaten bei genauem Arbeiten beinahe immer vermeiden. Andererseits bekommen wir auch an richtig fixierten — dies sei ausdrücklich betont — und differenzierten Benda-Präparaten eine reine Mitochondrienfärbung. Der Apparat entfärbt sich in solchen Präparaten schon in einem Zeitpunkte, wo die Mitochondrien noch einen verbackenen, tief blauen Klumpen darstellen.

Wenn uns also bei diesen Tiergruppen noch einigermaßen die

morphologischen Merkmale und ganz untrüglich einige färberische Kriterien über die Natur der Strukturen einwandfreien Bescheid geben, so stoßen wir bei einigen Tiergruppen, z. B. den Insekten auf derartige Verhältnisse, daß, wenn wir sie gesondert und nicht an der Hand eines reichen vergleichend zytologischen Materials, das uns einen stufenweisen Übergang von leicht zu beurteilenden zu äußerst schwer entwirrbaren Verhältnissen vor Augen führt, beurteilen wollten, es uns äußerst schwer fallen müßte, die erhaltenen Bilder uns zurechtzulegen und den wahren Sachverhalt zu ermitteln.

Wie schon angedeutet, erwiesen nämlich meine Untersuchungen über die Struktur der Geschlechtszellen einiger Insekten, daß der Golgi-Apparat dieser Zellen in einer Form auftritt, die sich auffallend in beinahe jeder Beziehung, also morphologisch und histochemisch, vom Typus des Apparats der Wirbeltiere und derzeit in dieser Hinsicht bekannten Wirbellosen entfernt.

In den Geschlechtszellen aller von mir bisher untersuchten Insekten fand ich nämlich konstant einen Apparat, der lediglich aus kurzen und längeren, dem Anschein nach vorwiegend steifen Fädchen besteht, die in der ganzen Zelle (z. B. den großen Spermatocyten) ziemlich gleichmäßig zerstreut liegen, sich vorwiegend aber der Kernoberfläche parallel lagern, des öfteren auch in äußerst charakteristischer Weise paarweise auftreten. (Vergl. Phot. 15—22). Diese Fäden lassen sich bei den Schmetterlingen z. B. mit sehr verschiedenen Konservierungsflüssigkeiten darstellen, bleiben auch öfters noch in solchen Präparaten erhalten, wo die Mitochondrien einer Verquellung und Auslaugung unterlagen. Sie sind also in dieser Hinsicht vielleicht resistenter als die Mitochondrien und konservieren sich am besten in den zur Mitochondriendarstellung geeignetsten Reagenzien, z. B. in Sublimat+Osmiumsäure, Fleming's und Altmann's Gemisch. Sie lassen sich dann auch nach beinahe allen Methoden färben, treten also auch, worauf es mir eben speziell ankommt, in gut konservierten und gefärbten Benda-Präparaten äußerst scharf und intensiv gefärbt neben den Mitochondrien auf, färben sich eigentlich intensiver als die letztgenannten. (Siehe z. B. Phot. 19). Sie bleiben nämlich auch nach starker Differenzierung, wenn die Mitochondrien schon entfärbt sind, noch intensiv blau. Dies gilt auch für Eisenhämatoxylin und andere Färbungen, wie auch für die Altmann'sche Methode.

Hier, bei der Spermatogenese der Insekten, läßt uns also auch das färberische Kriterium ganz im Stich [1]). Es erinnern auch demzufolge diese Strukturen in ihrem Verhalten in jeder Hinsicht eher an die Mitochondrien — zu denen sie auch von den Autoren gerechnet werden — als an den Golgi-Apparat.

Daß der Apparat und die Mitochondrien jedoch auch da ganz verschiedene Bildungen repräsentieren, beweist unter anderem der Umstand, daß das Endresultat, dem der Apparat bei der Umformung der Spermatide unterliegt, ein anderes ist als das der Mitochondrien. Während z. B. die Mitochondrien dieser Zellen sämtlich zur Bildung des Mitochondrienkörpers (Nebenkerns) beitragen, in ihm aufgehen, nimmt der Apparat — also die ihn repräsentierenden Stäbchen — keinen Anteil an seinem Aufbau und geht auch keinerlei Beziehungen mit ihm ein. (Vergl. die Phot. 15, 16 u. 20 bis 22).

Wenn wir jedoch all die vorgebrachten Tatsachen berücksichtigen, so müssen wir zugestehen, daß die Ausbildung des Apparats dieser Zellkategorien den Gedanken erwecken muß, daß wir in diesen Strukturen eine quasi Übergangsform vom Apparat zu den Mitochondrien vor Augen haben. Einerseits verliert sich da, wie wir sehen, der Netzcharakter des typischen Golgi-Apparates der Wirbeltierzelle und geht langsam in den der gesonderten Mitochondrienfäden über, andererseits geht aber auch das für den Apparat so charakteristische Verhalten gegen Reagenzien verloren. So büßt der Apparat dieser Zellen nicht nur die leichte Zerstörbarkeit gegen angewandte Reagenzien ein, sondern auch die Leichtigkeit der Osmiumschwärzung wird bedeutend herabgesetzt — intensive Schwärzungen sind nur sehr schwer zu erlangen — und auch die Abneigung gegen jedwede Färbung dieser Strukturen, besonders mit Chromatin- und Mitochondrienfärbungen, wird stark vermindert. Auch auf den Umstand sei nóch hingewiesen, daß wir ebenfalls bei den Mitochondrien der Geschlechtszellen der Insekten im Vergleich mit den Mitochondrien anderer Tiere Verschiedenheiten morphologischer und histochemischer Natur verzeichnen können. Dies wären: eine starke Ausbildung ihrer einzelnen Fäden, Bildung von Netzen und ein unbedingt leichteres Zustandekommen von Schwärzungen mit Osmiumsäure und nach Cajal-Golgi; dies alles sind

[1]) Ein ähnliches Verhalten findet Frl. Kulikowska auch in den Nervenzellen einiger Insekten.

Merkmale, wodurch wieder diese Strukturen dem Apparat im allgemeinen in jeder Hinsicht äußerst nahe rücken.

In den Zellen des erwachsenen Organismus sind der Golgi-Apparat und die Mitochondrien, wie ich es zu beweisen versuchte. und was für mich keinem Zweifel unterliegt, scharf voneinander getrennt, und zweifellos repräsentieren uns diese Strukturen zwei verschiedene, scharf charakterisierte Zellbestandteile. Daß es auch im reifen Organismus, oder eigentlich in Zellen. die ihre Entwicklung vollendet haben, nicht zu einer Neubildung des Apparats kommt, davon bin ich überzeugt. In solchen Zellen ist auch jedwede genetische Beziehung zwischen Apparat und Mitochondrien ausgeschlossen.

Das oben erörterte Verhalten dieser Bildungen zeigt jedoch, daß es von vornherein nicht ausgeschlossen ist, daß zwischen diesen zwei Strukturen ein genetischer Zusammenhang existieren könnte, daß also diese Strukturen vielleicht phylogenetisch oder auch ontogenetisch zusammengehören. Einer solchen Annahme können wir nichts entgegenhalten; die Resultate meiner Untersuchungen machen sie eher plausibel.

Einer der wichtigsten Punkte des Apparatstudiums, — und dahin verlegte ich eben von allem Anfang an den Schwerpunkt meiner Bestrebungen, — bleibt also die Erforschung des Entstehens dieser Bildungen in dem sich entwickelnden Organismus.

Die Untersuchungen Sjövalls[1]) zeigen zwar, daß der Apparat schon in frühen Embryonalstadien eine große Verbreitung besitzt, sie konnten jedoch über den wesentlichen Punkt des Problems, nämlich über das Wann und Wie, keine Aufklärung geben. Weitere Untersuchungen sollen uns also erst über den Zeitpunkt und Modus des Entstehens dieser Bildungen belehren.

Vor allem bleibt da noch zu erforschen, ob sich der Apparat in den reifen Geschlechtszellen als ihr integrierender Bestandteil erhält, ob er also direkt von den Eltern auf die Nachkommen übertragen wird, oder erst in der befruchteten Eizelle, den ersten Blastomeren, oder einem gewissen Entwicklungsstadium auftritt und welche Zellbestandteile, ob vielleicht die Mitochondrien, an seiner Bildung sich beteiligen.

[1]) Ein Versuch, das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Ovogenese zu homologisieren. Anat. Anz., Bd. 28, 1906.

Diese Probleme bilden für mich auch schon seit längerem den Gegenstand eingehender Untersuchungen. Da meiner Überzeugung nach die an nur einer Spezies erlangten Ergebnisse die Frage nicht befriedigend und einwandfrei zu lösen vermögen, so bin ich bestrebt, diese Frage durch vergleichende Untersuchungen an womöglich zahlreichen Repräsentanten verschiedener Tierklassen allseitig zu beleuchten, wodurch wir dann auch erst in den Stand gesetzt sein werden, uns ein wahres Bild dieser Geschehnisse zu schaffen. Deshalb behalte ich mir auch eine detaillierte Beschreibung meiner diesbezüglichen Befunde für den Zeitpunkt vor, wo die gesammelten, an verschiedenen Tierklassen gewonnenen Ergebnisse so weit gediehen sein werden, daß sie, durch gegenseitige Ergänzung der Tatsachen, es mir gestatten werden, daraus unzweideutige Schlüsse allgemeiner Natur zu ziehen. Hier will ich nur zwei Beispiele anführen, um in aller Kürze darauf hinzuweisen, in welcher Richtung sich diese Forschungen bewegen, inwiefern sie neue Tatsachen liefern und wie weit diese Tatsachen mit den bis jetzt bekannt gemachten Ansichten anderer Autoren korrespondieren.

IV. Das Verhalten des Golgi-Apparates bei der Spermatogenese.

Wenn ich nun mit der Homologisierung der Golgi-Kopsch'-schen-Apparate bei der Spermato- und Ovogenese beginne, so muß ich auch gleich betonen, daß die Resultate meiner diesbezüglichen Untersuchungen sich, was die Homologisierung allein betrifft, vollkommen mit denen Sjövall's und Perroncito's[1]) decken, in dem wichtigsten Punkte jedoch, und zwar, was den Anteil des Apparates bei der Bildung der reifen Geschlechtszellen anbelangt, von denen Sjövall's verschieden sind.

Dies sei kurz an zwei Beispielen, einem Wirbellosen u. zw. *Helix* und an Wirbeltieren, unter anderen auch an Sjövall's Objekt *Cavia*, erläutert.

Helix, eines der beliebtesten Objekte der Untersuchung des Nebenkerns und Mitochondrien (vergl. die neueste, auch den Apparat eingehend berücksichtigende Arbeit Perroncito's) verdient es auch

[1]) A. Perroncito, Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondres, chromidies et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatiques. Le phénomène de la dictyokinèse. Archives Ital. d. Biologie, t. 54, 1910.

mit Recht. An diesem Objekt lassen sich nämlich die gegenseitigen Verhältnisse verschiedener Zellstrukturen äußerst klar beurteilen, und auch ihr Schicksal läßt sich da so leicht, wie vielleicht nirgends anders, von Stufe zu Stufe verfolgen. Auch sei darauf hingewiesen, daß da der Apparat ebenfalls am lebenden Objekt äußerst distinkt hervortritt, daß uns also diese Tatsache eine leichte und sehr erwünschte Kontrolle unserer Fixierungsbilder ermöglicht.

Was den Golgi-Kopsch'schen-Apparat der männlichen Geschlechtszellen dieses Tieres anbelangt, so sei nur kurz erwähnt, daß er hier mit der als Nebenkern schon seit langem bekannten und so viel bearbeiteten Bildung vollkommen identisch ist; in jeder Phase der Entwicklung hebt er sich deutlich von den Mitochondrien ab und hat mit ihnen nichts gemein; ebenso wenig darf er mit dem Spindelrestkörper, einer konstanten Bildung dieser Zellen, verwechselt werden. Demzufolge stellt er also ein für sich vollkommen abgeschlossenes und konstantes Zellorgan dar, das sich kontinuierlich durch alle Phasen der Spermatogenese verfolgen läßt.

Bei den in die Länge wachsenden Spermatiden rückt der Apparat, samt einer großen Masse von Mitochondrien, längs des Achsenfadens gegen das Schwanzende vor, kommt anfangs, wenn die Plasmaanhäufung noch ziemlich mächtig ist, abseits des Achsenfadens zu liegen, nähert sich ihm aber immer mehr und mehr, zerfällt auch jetzt in eine Anzahl von Fäden (meist 9) oder scheiben- und ringförmigen Bildungen, die anfangs noch eine gewöhnlich eckige Figur bilden, jedoch später auseinanderrücken und sich reihenweise, längs des Achsenfadens um ihm herum lagern, ein Stadium, wie es auch schon von anderen Autoren gesehen (Nebenkern) und beschrieben wurde. Bei der weiteren Umwandlung der Spermatide, die vor allem darin besteht, daß das Spermium kolossal an Länge zunimmt und sich immer stärker auszieht, sammeln sich die zum Aufbau des Spermiums noch nicht verwendeten Plasmamassen, mit einer beträchtlichen Anzahl Mitochondrien, in ein oder mehrere längliche Klümpchen, die gewöhnlich am hinteren Ende des Mittelstückes, um den Achsenfaden zu liegen kommen. In diesem Stadium gehen auch im Apparat Veränderungen vor, die des öfteren — jedoch keineswegs immer — zu einer Teilung seiner Masse führen. Ein Teil des Apparates, gewöhnlich die Hälfte, wandert samt den zum Aufbau der Mitochondrienhülle nicht verwendeten Mitochon-

drien in obengenannten Plasmaklümpchen dem Mittelstückende zu (Vergl. Phot. 13 und 14), der übrige Teil, eventuell der ganze nicht geteilte Apparat, verbleibt jedoch an einer Stelle, die weit von dem aufgetriebenen und sich intensiver färbenden Mittelstückende entfernt ist. Seine einzelnen Fäden oder Scheibchen schmiegen sich dicht an die Mitochondrienhülle und werden in dem Grade, wie das ganze Mittelstück sich verdünnt, auch immer dünner (S. Fig. 10 und Phot. 11 und 12), bis sie schließlich dem Anschein nach ganz verschwinden. Ihre Substanz unterliegt augenscheinlich, gerade so wie die der Mitochondrienhülle, einer starken Kondensation, worin gewiß auch der Umstand seine Erklärung findet, daß jetzt der Apparat langsam sein Vermögen, sich mit Osmiumsäure zu schwärzen, einbüßt und sich erst nach vorhergehender, ziemlich starker Quellung, z. B. in schwacher Osmiumsäure, wieder durch Schwärzung demonstrieren läßt. Er befindet sich nun in einem Teil des Spermatozoons, welcher keine Plasmareduktion mehr erleidet, geht mithin auch ins gänzlich ausgereifte Spermatozoon über. Ob er sich jedoch an völlig reifen, z. B. an ausgetretenen Spermien noch nachweisen läßt, kann ich nicht entscheiden. Es ist auch nicht von vorhinein ausgeschlossen, daß er sich z. B. auflöst oder einer Art Zerstäubung unterliegt und in dieser Form seine Substanz dem reifen Spermatozoon überliefert. Ich bin jedoch eher geneigt, mich auf analoge Verhältnisse bei anderen Tieren stützend, zu vermuten, daß in diesem Falle die Substanz des Apparates ganz einfach einer äußerst starken Kondensation unterliegt, gerade so, wie es ja mit den die Spiralhülle bildenden Mitochondrien geschieht. Auch diese sind am äußerst dünnen, reifen Spermatozoon nicht einmal spurweise, und zwar weder an lebenden, noch an gut fixierten Präparaten nachweisbar, lassen sich jedoch nach geeigneter Behandlung in quellenden Reagenzien wieder sehr schön darstellen.

Noch interessantere Verhältnisse fand ich gelegentlich des Studiums der Spermatogenese bei Wirbeltieren, und zwar in den Spermatozoen von *Cavia cobaja*, einem Objekt, das auch den Untersuchungen Sjövall's zugrunde lag.

Wie bekannt, bleibt auch im reifen Spermatozoon dieses Tieres, gewöhnlich in der Nähe des Kopfes, also schon im Halsstück, oder auch weiter am Mittelstück, ein beträchtliches Plasmaklümpchen erhalten, das schon am lebenden und gut fixierten Spermato-

zoon als eine ganz schwache Anschwellung sichtbar ist, bei Anwendung quellender Reagenzien dagegen als ziemlich starke Auftreibung, in Gestalt eines die Mitchondrienspirale umhüllenden Kragens, äußerst prägnant hervortritt.

Es gelang mir nun, nach Anwendung aller Apparatmethoden, also der Osmiummethode von Kopsch und deren Modifikationen, wie auch der Cajal-Golgi'schen Methode an gänzlich entwickelten Spermatozoen des Hodens, wie auch den völlig ausgereiften und schon beweglichen Samenfäden, wie sie sich im Nebenboden finden — bei gänzlichem Ausbleiben jedweder Färbung irgend eines anderen Bestandteiles des Spermatozoons — eben in diesem Plasmaklümpchen äußerst scharf konturierte und intensiv schwarz gefärbte Fäden und Granula zu erhalten, die uns gewiß eine dem Golgi-Kopsch'schen-Apparat homologe Bildung darstellen (Fig. 25 u. Phot. 23, 24 u. 26) und auch höchstwahrscheinlich einen Teil des Apparats der Spermatide repräsentieren, ähnlich wie wir es bei *Helix* sahen. Nur unterliegt hier, im Gegensatz zu *Helix*, die Apparatsubstanz keiner so starken Kondensation, eventuell Auflösung, so daß sie sich nach geeigneter Behandlung auch wieder äußerst leicht am völlig reifen Spermatozoon zur Darstellung bringen läßt.

Wir haben es hier bestimmt mit einem normalen Bestandteil des Spermatozoons und nicht mit einem vielleicht nur nicht abgestreiften Teil des der Degeneration geweihten Plasmas der Spermatide zu tun, dessen Färbung mit Osmium und nach Golgi gerade dadurch erklärt werden könnte, weil er Degenerationsprodukte darstellt, die sich auch gewöhnlich durch diese Methoden schwärzen. Beweise hiefür finden wir nicht nur in dem Umstand, daß diese Bildung ohne Ausnahme, in gleicher Ausbildung an jedem Spermatozoon zu finden ist (Vergl. Phot. 23 u. 24), sondern auch in dem Verhalten gegen andere Reagenzien und Färbungen.

So bleibt diese Bildung z. B. nicht nur nach gewöhnlicher Konservierung, sondern auch nach Osmiumbehandlung in mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten Präparaten, auch bei intensiver Mitochondrienfärbung, ungefärbt. Degenerationsprodukte der Spermatide färben sich in solchen Präparaten äußerst intensiv. Auch in Benda-Präparaten mit intensiv gefärbten Mitochondrien bleibt diese Bil-

dung ungefärbt. Sie entspricht auch folglich nicht einem Teil der Mitochondrien.

Ich will es aber auch nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß es vorläufig noch verfrüht wäre, an diese Entdeckungen irgendwelche weitgehende Spekulationen betreffs der Bedeutung, die diesen Strukturen bei der Befruchtung, eventuell Übertragung von Erbanlagen, zukommen könnte, zu knüpfen. Hier ist besondere Vorsicht geboten. Vorerst muß ja noch bewiesen werden, ob wir es da mit einem den Spermatozoen aller Tiere zukommenden Bestandteil zu tun haben; da es doch evident ist, daß auch nur ein einziger negativer Befund das ganze Hypothesengebäude auf den Kopf stellen müßte. Falls es sich nämlich zeigen sollte, daß z. B. Samenfäden eines Tieres des Apparates völlig entbehren, könnte dieser auch eo ipso nicht als integrierender Bestandteil der Geschlechtszellen gedeutet werden. Die Erhaltung des Apparates in einigen Fällen könnte ja auch nur den Charakter des Zufälligen tragen.

Deshalb bin ich auch fortan eifrig bemüht, den Apparat eben in den Spermatozoen dieser Tiere, wo mir dessen Feststellung bis jetzt noch nicht gelungen ist, entweder zu finden, oder wenigstens sein Schicksal unzweideutig zu erforschen. Weiters muß auch erst eruiert werden, ob die dem Spermatozoon mitgegebene Apparatmasse sich an der Befruchtung beteiligt, ob sie also vor allem ins Ei miteindringt und ob sie gegebenenfalls dann im befruchteten Ei ihre Vitalität wieder erlangt und irgendwelche Rolle bei der Rekonstruktion des Apparates der Embryonalzellen spielt und nicht nur als unnützer Ballast des Spermatozoons im Eiplasma zugrunde geht.

V. Das Verhalten des Golgi-Apparates bei der Oogenese.

Auch das Studium der Oogenese ließ mir die ganze Frage der Persistenz des Apparats der Eizellen in einem etwas anderen Licht erscheinen, als es die Ergebnisse der Untersuchungen Sjövall's erfordern würden.

In jungen Oocyten verschiedener Wirbeltiere: Maus, Kaninchen, Meerschweinchen, Katze, *Proteus* und *Triton*, in denen der Apparat mit dem Dotterkern dieser Zellen identisch ist, aber nur einen Teil dieser Bildung ausmacht, erlangt er, wie es auch aus den Be-

schreibungen und Abbildungen der Dotterkerne anderer Autoren zu ersehen ist, eine verhältnismäßig sehr starke Entwicklung. Er unterscheidet sich auf dieser Entwicklungsstufe in nichts von dem Apparat der männlichen Geschlechtszellen (Spermatocyten) dieser Tiere, nimmt auch anfangs, d. h. während der ersten Phasen des Wachstums der Oocyte, konstant an Volumen zu und kompliziert sich immer mehr und mehr.

Was das weitere Schicksal des Apparates der Oocyten anbelangt, so konnte ich konstatieren, daß die ganze Bildung im Laufe der Zeit, in späteren Stadien der Wachstumsperiode, allmählich einem Zerfall in einzelne, immer kleiner und dünner werdende Fäden unterliegt, die sich ziemlich gleichmäßig in der ganzen Zelle verteilen.

Die Verfolgung des weiteren Schicksals dieser Bildungen stößt bei Säugetieren auf große Schwierigkeiten. Es färben sich nämlich in diesen, wie auch allen weiteren Stadien der Oogenese, bei einer weit getriebenen Imprägnation, die zur Darstellung des Apparats dieser Stadien nötig ist, die Mitochondrien — die inzwischen eine kolossale Massenzunahme erreichten — konstant mit allen zur Darstellung der Apparate in Betracht kommenden Methoden äußerst intensiv, in gleicher Weise wie die Apparatfäden. Weil nun diese letzteren ebenfalls, wie bereits betont wurde, einem Zerfall in immer kleinere Fäden unterlagen, so lassen sich dann selbstverständlich die einzelnen Bestandteile des Apparats nicht mehr einwandfrei von den Mitochondrien unterscheiden. Es läßt sich also auch an solchen Präparaten nicht entscheiden, ob die einzelnen Apparatfäden noch weiter persistieren, oder einem Zerfall anheimfallen.

Ein günstigeres Objekt, wo die Verhältnisse in jeder Beziehung leichter zu beurteilen sind, fand ich in den weiblichen Geschlechtszellen der Gastropoden. Da ist nämlich, z. B. in den Eizellen von *Helix* eine intensive und elektive Apparatfärbung äußerst leicht zu erlangen, weil hier sowohl die Mitochondrien als auch die Dotterkügelchen an gelungenen Präparaten gänzlich ungefärbt bleiben.

Auch bei diesen Tieren besitzt der Apparat schon in jungen Oocyten eine starke Entwicklung, gleicht auch vollkommen dem Apparat, also dem Idiosom (Nebenkern) der männlichen Geschlechtszellen von gleicher Größe, entspricht aber nicht den Dotterkernen der Eizellen dieser Tiere.

Mit dem Wachstum der Oocyte hält auch der Apparat Schritt,

er vergrößert sich auffallend und sein Bau kompliziert sich immer mehr und mehr. In späteren Stadien zerfällt er dann in einzelne kleine Netzgruppen und gesondert liegende geschlängelte Fäden. Der ganze Komplex nimmt aber auch jetzt noch immer an Volumen zu, so daß die ganze Apparatmasse in dieser Phase gewöhnlich schon einen beträchtlichen Teil, z. B. $^1/_3$ der ganzen Zelle einnimmt. (Vergl. Phot. 5 u. 8).

Mit dem Zeitpunkt des Auftretens der Dotterkügelchen zerfallen die einzelnen Apparatfäden in immer kleinere Teile, die dann in Gestalt von gebogenen, zu Halbkreisen und Kreisen geschlossenen Fäden sich ziemlich gleichmäßig in der ganzen Zelle verteilen. Stärkere Apparatanhäufungen bleiben gewöhnlich in dem von Dotterkügelchen noch nicht eingenommenen Plasmateil bestehen. (Sieh Phot. 9).

Dieses Bild bleibt dann schon auch beim weiteren Heranwachsen des Eies unverändert (Phot. 9).

Dieses Verhalten zeigt schon zur Genüge, daß das von Sjövall aufgestellte Schema überhaupt nicht oder wenigstens nicht überall zutrifft. Es ergibt sich nämlich aus dem oben Gesagten, daß der Apparat während der Oogenese normalerweise keiner peripheren Verlagerung, die mit einer völligen Degeneration einhergeht, unterliegt, sondern vielmehr — und das scheint auch das allgemeine und normale Verhalten zu sein — in einzelne kleine Partikelchen zerfällt, die sich dann im ganzen Ei verteilen. Ob diese Gebilde beim völlig reifen Säugerei z. B. noch nachweisbar sind, sich eventuell in noch kleinere Partikelchen verteilen, also einer Art Zerstäubung unterliegen, oder sich vielleicht im Plasma ganz auflösen, konnte ich — wie gesagt — derzeit noch nicht entscheiden.

Daß aber auch das zeitweilige Verschwinden einer spezifisch reagierenden Substanz im mikroskopischen Bild noch nicht mit dem gänzlichen Schwund dieser Substanz identisch ist, sondern auch nur als Ausdruck einer äußerst feinen Verteilung auf großen Raum gedeutet werden kann, dürfte auch kaum bezweifelt werden. Ich erinnere an die bekannten Prozesse, wie sie sich an der chromatischen Substanz der Kerne abspielen.

Aus all dem läßt sich auch schon ersehen, daß das Problem der Entstehung des Apparates in der sich entwickelnden Eizelle ein äußerst kompliziertes zu werden droht.

Diese Betrachtungen wollen wir noch mit der Besprechung zweier äußerst wichtiger Probleme abschließen, nämlich des gegenseitigen Verhaltens des Golgi-Apparats zu noch anderen bekannten Zellstrukturen und der ihm im Zellenleben zukommenden Bedeutung.

VI. Die Beziehungen des Golgi-Apparats zu anderen Zellstrukturen.

Wenn wir nun zum ersten Problem, der Stellung des Apparates anderen Bildungen gegenüber, übergehen, so müssen wir vor allem unter den verschiedenen, auch den schon seit längerem bekannten Strukturen diejenigen ausschließen, die uns den eigentlichen Golgi-Apparat repräsentieren. Es unterliegt nämlich keinem Zweifel, daß der Apparat von verschiedener Seite bei speziellen Objekten schon vor der Entdeckung des Golgi'schen „Apparato reticolare" der Nervenzellen gesehen und auch unter verschiedenen Namen beschrieben wurde. Diese Strukturen bleiben nun, von gewissen Teilen der Sphärenstrukturen abgesehen, ausschließlich auf die Geschlechtszellen beschränkt. Über sie wurde schon das Allernötigste im entsprechenden Abschnitt gesagt. Es sei nur wiederholt, daß der Golgi-Apparat der Geschlechtszellen mit den Pseudochromosomen, Zentralkapseln und Archoplasmaschleifen identisch ist, auch denjeniden Nebenkernen der Wirbellosen, die keine Mitochondrienkörper sind, z. B. denen von *Helix*, vollkommen entspricht, dann auch einen, und zwar beträchtlichen (peripheren) Teil des Idiosoms (Nebenkern, Dotterkern der Geschlechtszellen) der Wirbeltiere ausmacht; jedoch wieder nichts mit vielen, besonders den kolossal entwickelten Dotterkernen einiger Wirbellosen zu tun hat und auch nicht mit dem Mitochondrienkörper (typischen Nebenkern) der wirbellosen Tiere zu verwechseln ist.

Das gegenseitige Verhalten des Apparats zu den Mitochondrien wurde auch schon besprochen.

Außer den Mitochondrien, der einzigen — den Apparat ausgenommen — konstanten und auch allen Zellen gemeinsamen Struktur, kommen bei der weiteren Besprechung dieses Themas ausschließlich Bildungen in Betracht, die entweder nur einzelnen Zellkategorien zukommen, also nur bei ihnen allein auftretende Organellen bilden, oder auch Bildungen, die nur periodisch auftreten

und uns an gewisse spezifische Funktionen, z. B. an Sekretion gebundene Zelldifferenzierungen repräsentieren. Mit all diesen, also überhaupt allen bisher bekannten, so äußerst mannigfachen Strukturen und Bildungen, hat der Golgi-Kopsch'sche Apparat gar nichts gemein. Insbesondere sei aber noch betont, daß er unter anderen also auch nichts mit dem Tigroid der Nervenzellen, den Basalfilamenten und Nebenkernen verschiedener Drüsenzellen, wie auch mit Heidenhain's Filamenten der Darmepithelzellen gemein hat.

Auf die Frage bezüglich der Chromidien und deren Stellung zu dem Golgi-Apparat hier näher einzugehen, muß ich verzichten, da sich, wie ja evident, das ganze so äußerst wichtige Problem nur an der Hand einer sehr eingehenden Besprechung aller so zahlreich uns derzeit zur Verfügung stehenden Literaturangaben erst einigermaßen klären ließe.

Meine diesbezügliche, auf Grund eigener Erfahrungen gewonnene Ansicht ist kurz gefaßt folgende: In somatischen Zellen, insbesondere im Epithel und in Drüsenzellen, wurden des öfteren tatsächlich Bestandteile des Golgi-Apparates allein oder auch in Gemeinschaft mit anderen Strukturen als Chromidialapparat gedeutet, oder ihm wenigstens einverleibt.

Meiner Überzeugung nach sind aber alle diese Versuche, den Apparat aus den Chromidien abzuleiten, wie auch die Ansicht seiner Zugehörigkeit zu diesen Gebilden, als mißglückt anzusehen. Es bilden sich nämlich diese Autoren vorwiegend ihr Urteil an Präparaten, die sich zu diesen Studien nicht eignen. Sie beurteilen und homologisieren auch demzufolge Bildungen, die, wenn sie überhaupt dem Apparat entsprechen, im besten Falle nur Bruchteile einer verquollenen und destruierten Zellstruktur darstellen.

Präparate, die nach geeigneten und gerade da äußerst leicht zu handhabenden Methoden hergestellt werden, zeigen auch ohne weiteres, daß der Golgi-Apparat da tatsächlich mit den Chromidien nichts gemein hat.

Schwer, besonders wenn es an geeigneten Präparaten fehlt, sind schon die Verhältnisse bei den Geschlechtszellen, besonders bei dem Studium der Oo- und Spermatogenese zu beurteilen. Auch da wurde von verschiedener Seite des öfteren — man kann sagen, beinahe immer — der Apparat gesehen und als Bestandteil, bei Jörgensen z. B. als Hauptkomponente der Chromidialanhäufung gewisser Stadien gedeutet.

Meine Untersuchungen zeigten mir nun, daß die charakteristische, so viel bestrittene Chromidienanhäufung der Geschlechtszellen in gewissen Stadien der Oo- und Spermatogenese sich, die Zentralkörper nicht gerechnet, aus nicht weniger als drei Komponenten, und zwar den Mitochondrien, den eigentlichen Chromidien und dem gewöhnlich typisch ausgebildeten Golgi-Apparat aufbaut.

Die als klassisch hingestellten Bilder, die Jörgensen[1]) bei *Proteus* erhielt, sind bei *Proteus* (Oo- und Spermatogenese), wie auch bei anderen Wirbeltieren und Wirbellosen, z. B. bei *Helix* gar nicht selten und nichts weniger als überzeugend. Zur Widerlegung der Ansicht Jörgensen's genügt ja auch schon der Hinweis auf die Tatsache, daß der Apparat schon lange vor dem Bukettstadium besteht.

Ich muß jedoch zugestehen, daß diese Bilder, nämlich das gegenseitige Verhalten des Apparats und der Chromosomen im Bukettstadium äußerst charakteristisch sind und sofort die Aufmerksamkeit jedermanns fesseln müssen, mich auch schon seit langem beschäftigen. Es hat auch ganz den Anschein, als ob während dieser Phase irgendwelche Wechselbeziehungen zwischen Apparat- und Kernsubstanz im Zuge wären. Welcher Natur diese jedoch sind, bleibt vorläufig unaufgeklärt; keinesfalls ist jedoch der Apparat ein abgeschnürter Teil der Chromosomen.

VII. Die Deutung des Golgi-Apparats.

Was die Deutung des Golgi-Apparats, nämlich der ihm im Zellenleben zukommenden Funktion betrifft, so sei darauf hingewiesen, daß uns zwar in dieser Hinsicht auch das Studium der Wirbellosen nicht die erwünschte Aufklärung, aber doch einige Anhaltspunkte brachte, die uns wenigstens zeigen, in welcher Richtung sich die weiteren Forschungen bewegen müssen. Die aus dem vergleichenden Studium sich ergebenden Tatsachen bewiesen dann auch, daß bei der Betrachtung dieser Strukturen einige, und zwar die bisher noch am meisten glaubwürdigen Deutungen aus der Diskussion ausgeschlossen werden müssen. So beweist nämlich, wie ich schon anderorts betonte, die Verschiedenheit der morphologischen Ausbildung und Verteilung des Apparats in den Zellen bei Wirbeltie-

[1]) Festschrift zum sechzigsten Geburtstag Richard Hertwig's. Bd. 1, 1910.

ren und Wirbellosen, wie auch seine schwache Variabilität während verschiedener Zellfunktionen (z. B. Sekretion) zur Genüge, daß wir es in diesen Strukturen weder mit einem Apparat im Sinne einer passiven, konstanten Einrichtung, z. B. einem Exkretionskanälchensystem, noch mit einem Ernährungsapparat oder dergleichen zu tun haben.

Gerade diese Deutungen waren es aber, die z. B. das Studium der Apparate der Wirbeltiere als die noch plausibelste hinstellte, die unter anderem die Grundlage der Theorie Holmgren's und Bergen's bilden und der sich auch die Ansichten beinahe aller Forscher (Golgi, Cajal u. a.) zu nähern schienen. Da in den Theorien Holmgren's und Bergen's, wie bekannt, auch die Genese dieser Bildungen ihre Auslegung findet, so wollen wir hier ebenfalls auf die diesbezüglichen Anschauungen eingehen. Es sei darauf hingewiesen, daß Holmgren's Trophospongien mitsamt der Annahme einer exogenen Abstammung dieser Strukturen, was die Wirbellosen anbelangt, eigentlich nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehören, und zwar aus dem Grunde, weil das wahre exogene Trophospongium der Wirbellosen, wie die Arbeiten von Poluszyński, Białkowska und Kulikowska und meine eigenen beweisen, nicht dem Golgi-Apparat entspricht. Holmgren's Deutung der Genese des Trophospongiums der Wirbeltiere, also des eigentlichen Golgi-Kopsch'schen Apparates kommt dagegen beim heutigen Stand der Kenntnis dieser Strukturen überhaupt nicht mehr in Betracht.

Auch Bergen's Auslegung der Genese und Funktion dieser Strukturen, also die Theorie eines Ernährungsapparates mit seinen sich zyklisch wiederholenden Entstehungs- und Schwundbildern wurde durch Sjövall's, Poluszyński's und meine Untersuchungen widerlegt. Diese Untersuchungen zeigen nämlich, daß gerade die Entstehungs- und Schwundbilder Bergen's nur der Ausdruck ungleichmäßiger Wirkungen verschieden starker Konzentrationsgrade der angewandten Osmiumsäuerelösungen ist.

Ich hatte jedoch schon oben Gelegenheit zu betonen, daß mit dem Untergang dieser zwei Theorien weder Holmgren's noch Bergen's Grundidee einer Variabilität dieser Strukturen als widerlegt anzusehen ist, da ja dadurch, wenigstens meinerseits, keineswegs behauptet wird, daß der Apparat überhaupt keinen Verän-

derungen unterliegt, also in allen Zellen von verschiedenen und gleichen Kategorien, eine konstante Ausbildung zeigt. Wir sehen eben im Gegenteil, daß der Apparat beinahe in jeder Zellkategorie eines Organismus, auch bei den Säugetieren, einen etwas abweichenden, durch äußere und innere Einflüsse nicht hervorgerufenen Habitus aufweist. Anders sieht z. B. der Apparat der Nervenzellen aus, anders der der Epithelzellen und wieder anders z. B. der der Drüsenzellen. Nur der Grundplan ist überall ein und derselbe. Aber auch im Bereich einer bestimmten Zellkategorie eines Organs finden sich je nach dem Entwicklungs- und vielleicht auch Funktionsstadium der betreffenden Zelle Verschiedenheiten, die schon nicht als durch die Konservierung hervorgebrachte Artefakte, sondern als in der lebenden Zelle präexistierend angesehen werden müssen. Äußerst stark treten diese Unterschiede z. B. in den Nervenzellen aller Tiere hervor.

Die Labilität des Apparats, die uns am meisten zu denken gibt, besteht in der Verschiedenheit seiner Massenentwicklung, also in dem Verhältnis der Apparatmasse (die nebenbei gesagt, eine enorme sein kann) zu der der ganzen Zelle. Dieses Verhältnis ist beinahe in jeder Zellart ein anderes, verschieden unter anderem auch in den Epithelzellen verschiedener Organe, z. B. in den Epithelzellen des Darmes und in solchen des Nebenhodens.

Verschieden je nach der Zellart ist auch gewiß die Zusammensetzung der Apparatsubstanz. Diese Annahme bestätigt uns unter anderem auch der Umstand, daß es beinahe nie gelingt, an einem Präparat gleichzeitig eine Schwärzung der Apparate aller Zellen der verschiedenen in diesem Präparate sich befindenden Gewebe zu erhalten. In jungen Embryonalstadien lassen sich dagegen, den Angaben Sjövall's gemäß, die auch ich bestätigen kann, gleichzeitig die Apparate beinahe in allen Zellen färben.

Diese Tatsachen, insbesondere aber das verschiedene Verhalten der Apparate gegen gewöhnlich gebrauchte Reagentien und Färbungen, lassen auch die Annahme zu, daß der Apparat in verschiedenen Zellen des sich entwickelnden Organismus auch einer oft mit Substanzveränderungen verbundenen Spezialisierung unterliegt.

Als charakteristisches Zeichen der Vitalität des Apparats kann auch der Umstand in Betracht gezogen werden, daß während des Wachstums der Zelle konstant auch der Apparat an Volumen zu-

nimmt und umgekehrt. Ein näheres Beispiel dieses Verhaltens finden wir in den verschiedenen Riesenzellen, in den Zellen des *Corpus luteum*, wie auch, vielleicht am schönsten, in den Deciduazellen, wie ich es konstatieren konnte.

Ob in diesem gegenseitigen Verhalten der Apparatmasse zur Zellgröße nicht irgendwelches Gesetz allgemeiner Natur, beispielsweise analog der Kernplasmarelation eine Plasma-Apparat- oder Kern-Apparat-Relation verwirklicht ist, läßt sich, wenn man die Ausbildung dieser Bildungen berücksichtigt, selbstverständlich genau nicht leicht konstatieren.

Bei den Veränderungen des Zellplasmas, die während der Resorption, Bildung von Sekreten, z. B. im Darm, Pankreas vor sich gehen, scheint der Apparat, was seine Substanz angeht, unbeteiligt zu sein. Meine in dieser Richtung unternommenen Versuche über das Verhalten des Apparats während der Resorption und Sekretion der Darmepithel-, Leber- und Pankreaszellen belehrten mich, daß bei der Beurteilung der erhaltenen Resultate ähnlicher Untersuchungen äußerste Vorsicht geboten ist. Sie zeigen mir nämlich, daß schon die veränderte Plasmazusammensetzung der Zellsubstanz (z. B. bei Resorption, eventuell Sekretion) genügt, daß die zur Apparatschwärzung benützte Osmiumsäure in der Apparatsubstanz solche Veränderungen hervorrufe, die dann unvorsichtigerweise natürlich als Ausdruck der Beteiligung des Apparats bei der Resorption eventuell Sekretion gedeutet werden könnten.

Es zeigt sich also, daß zur Beantwortung dieser Fragen vorerst eine Methode nötig ist, die frei von allen inneren und äußeren Einflüssen wäre.

Die Lageveränderungen, die dann z. B. während der Füllung der Zelle mit Sekret der Apparat als Ganzes, wie auch seine einzelnen Fäden erfahren, sind meines Erachtens nur passive, durch die Raum- und Bauverhältnisse der Zelle bewirkte Verlagerungen. So wird der Apparat einerseits ganz einfach durch das sich bildende Sekret aus seiner Lage verdrängt, anderseits auch seine einzelnen Fäden gezwungen, dort Platz zu suchen, wo es das sich bildende Sekret u. s. w. noch gestattet.

Auch bei der Bildung von Organellen und Plasmadifferenzierungen der Zellen, selbstverständlich wenn die Differenzierung nicht das ganze Plasma betrifft und die Zelle ihren Habitus beibehält, z. B. Neurofibrillen, Gliafibrillen, Cilienfäden u. s. w., bleibt

der Apparat unverändert. Es ist auch bis jetzt keine Struktur bekannt, bei deren Aufbau der Apparat Verwendung finden könnte. Auch bei der Spermatogenese scheint die zur Bildung des Akrosoms verwendete Substanz des Idiosoms nicht der Apparatsubstanz entnommen zu werden. Unerforscht jedoch noch bleibt das gegenseitige Verhalten des Apparats zu den intrazellulären Korbkapillaren der Belegzellen der Säugermagendrüsen.

Alle diese Merkmale lassen auch den Apparat als scharf von den Mitochondrien getrennt erscheinen. Gegen diese zeichnet er sich also, man könnte sagen, durch eine Bestandfestigkeit und Starrheit seiner Morphologie aus. Die Mitochondrien sind beinahe überall steten und starken Schwankungen unterworfen. Ihre Masse wie auch Ausbildung unterliegt während verschiedener Zellfunktionen, z. B. in Darmepithelzellen, Drüsenzellen, tiefgreifenden Veränderungen. Ihre Substanz wird nicht nur, wie es uns die neueren Untersuchungen zeigen, als Baumaterial für verschiedene Zellstrukturen und Differenzierungen verwendet, sondern beteiligt sich augenscheinlich auch an der Bereitung der Sekrete, der Golgi-Apparat wird dagegen bei all den Differenzierungen und Funktionen nicht in Mitleidenschaft gezogen.

Während der Mitose unterliegt nun wieder der Apparat tiefgreifenderen Veränderungen als die Mitochondrien. Stärkeren Veränderungen scheint da nämlich nicht nur die Morphologie dieser Bildungen, sondern vor allem ihre Substanz unterworfen zu sein.

Das ganze Problem, nämlich das Verhalten des Apparats während der Zellteilung, ist ein beinahe noch völlig unerforschtes Gebiet und bildet auch ein besonders heikles Thema. Der einzige in dieser Hinsicht unternommene Versuch Perroncito's betrifft lediglich die Elemente der männlichen Geschlechtszellen. Die Resultate dieser Untersuchungen — was die Karyokinese anbelangt — und zwar das Verhalten und die Bedeutung, die Perroncito dem Apparat während der Karyokinese zuschreibt, möchte ich, wegen in so mancher Hinsicht abweichender Resultate meiner diesbezüglichen, schon seit längerer Zeit kontinuierten Untersuchungen nicht vollends akzeptieren. Insbesondere mache ich darauf aufmerksam, daß wir uns in dieser Hinsicht vor verfrühten Verallgemeinerungen hüten müssen. Es lassen sich nämlich diese Prozesse absolut nicht in ein Schema einzwängen. Da müssen wir vor allem je nach der Ausbildung der Apparate auch zwei Typen seiner Teilung un-

terscheiden. Auch scheint der Unterschied dieser zwei Typen von tiefgreifender Natur zu sein. Der eine Typus bezieht sich auf den diffus in der Zelle zerstreuten, der zweite auf den in Gestalt eines Netzes auftretenden Apparat.

Bei Zellen mit einem Apparat vom ersten Typus, z. B. Spermatocyten der Insekten, wird bei der Zellteilung die Substanz des im Plasma zerstreuten Apparates, ähnlich wie die Mitochondrien, ohneweiters durch die Einschnürung der Zelle auf die Tochterzellen verteilt. Auf die Art der Gruppierung dieser Gebilde zu den Strahlungen und anderen Gebilden der Teilungsfigur kann hier nicht eingegangen werden.

Bei Zellen mit einem Apparat vom zweiten Typus verhält sich selbstverständlich die Sache anders. Hier unterliegt vor allem der Apparat auffälligen morphologischen Umwandlungen, die öfters zu einer weitgehenden Vereinfachung seines Baues führen, worin man vielleicht den Ausdruck einer Rückkehr zu primitiven, phylogenetisch älteren Formen, also einer Ausgangsform, erblicken könnte. Außer morphologischen Umwandlungen erfährt jedoch, wie es mir meine Untersuchungen zeigen -- auch die Substanz des Apparats tiefgreifende Veränderungen. Welche Kräfte jedoch und welche Zellorgane eventuell bei diesen Prozessen mitspielen, ist uns derzeit noch verborgen.

Es bleibt überhaupt noch unentschieden, ob der Komplex der diffus in der Zelle zerstreuten Apparatfäden, speziell derjenigen, die gleichzeitig anders reagieren und dadurch den Mitochondrien nahekommen (z. B. Krustaceen und Insekten), dem ein in sich abgeschlossenes, typisches Netz bildenden Apparat der Wirbeltiere z. B. und ihm ähnlichen, gleichwertig ist.

Es wäre zwar aus theoretischen Gründen wohl anzunehmen, daß diese Strukturen in allen Zellen des ganzen Tierreichs vollkommen homolog seien. Es mag jedoch darauf hingewiesen werden, daß das Verhalten gegen Reagentien, was sich besonders bei der Karyokinese kundgibt, ein anderes z. B. bei den diffus zerstreuten Apparatfäden der Insekten und ein anderes bei den ein kompaktes Netz bildenden Apparaten ist.

Diese Tatsachen, wie auch das Verhalten des Apparats der Geschlechtszellen läßt eben auch die Frage aufkommen, ob die diffus zerstreuten, den Mitochondrien sich nähernden Apparate uns vielleicht nicht eher eine auf einer niederen Entwicklungsstufe zu-

rückgebliebene, also phylogenetisch ältere Form dieser Bildungen darstellen. Über dies Thema läßt sich nun, meiner Meinung nach, beim heutigen Stand der Erfahrungen überhaupt noch nicht streiten. Auch da wird uns vielleicht erst das Studium der Histogenese der Golgi-Apparate irgendwelche Anhaltspunkte geben.

Trotz allen diesen Momenten müssen wir zum Schluß doch zugestehen, daß es uns noch nicht gelungen ist, solche Veränderungen im Apparat zu konstatieren, die uns einwandfrei über die Art der Anteilnahme dieser Bildungen an dem Zellenleben Bescheid geben könnten.

Am wahrscheinlichsten repräsentiert der Apparat ein allen Zellen inhärentes Organ, das höchstwahrscheinlich eine wichtige und durch andere Strukturen nicht ersetzbare Rolle im Zellenleben spielt, vielleicht etwa im Sinne eines Stoffwechselkerns tätig ist, indem er Funktionen auslöst oder vermittelt, ohne jedoch dabei in Mitleidenschaft gezogen zu werden, wobei also seine Substanz keine tiefgreifenden sichtbaren Veränderungen eingeht, vor allem nicht aufgebraucht wird.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Józef Nusbaum, auch an dieser Stelle für seine äußerst wertvollen Ratschläge, wie auch für das rege Interesse, das er meiner wissenschaftlichen Arbeit stets entgegenbringt, meinen warmgefühlten Dank auszusprechen.

Erklärung der Tafel XV.

Alle Figuren, mit Ausnahme der Fig. 10 u. 25 stellen Mikrophotogramme dar. Sie wurden mittels des Objektivs von Zeiss, Apochromat 2 mm, und des Projektionsokulars Nr. 4, bei 40 cm Abstand der Mattscheibe vom Okular, also bei einer zirka 800-fachen Vergrößerung aufgenommen.

Fig. 1. Mittlere Nervenzelle aus der Schlundganglienmasse von *Helix pomatia*. Der Apparat in Gestalt von geraden und gewundenen, isolierten Fäden. Modif. der Kopsch'schen Meth.

Fig. 2. Nervenzellen aus dem Mantelganglion der Cephalopoden (*Sepia*). Der Apparat tritt hier in Gestalt von kurzen und längeren Fäden auf, die sich nur spärlich verzweigen und auch nur ein lockeres Netz bilden, also eine vermittelnde Form zwischen dem Apparat der Gastropoden und dem der Wirbeltiere darstellen. Behandlung nach Kopsch.

Fig. 3. Nervenzelle aus dem Thorakalganglion von *Dytiscus marginalis*. Die Apparatfäden verzweigen sich, gehen auch Verbindungen ein und bilden auf diese Weise lokale, ziemlich dichte Netzchen. Modif. der Kopsch'schen Meth.

Aus der Arbeit von Frl. Kulikowska.

Fig. 4. Eine mittelgroße Ganglienzelle vom Flußkrebs. Der Apparat vorwiegend in Fädchenform. Sjövall'sche Meth. Aus der Arbeit von Herrn Poluszyński.

Fig. 5. Oocyte von *Helix pomatia* während der Wachstumsperiode. Der Apparat ist da in einzelne Fäden zerfallen und nimmt schon einen beträchtlichen Teil der Zelle ein. Kopsch'sche Meth.

Fig. 6 stellt einen Ausschnitt einer ausgewachsenen Oocyte dar. Bau und Lagerung des in einzelne Fädchen zerfallenen Apparats. Behandlung nach Kopsch.

Fig. 7. Zellen von mittlerer Größe aus dem Thorakalganglion von *Locusta viridissima*. Der Apparat dieser Zellen. Sublimat + Osmiumsäure. Kopsch. Aus der Arbeit von Frl. Białkowska u. Kulikowska.

Fig. 8. Oocyte von *Helix pomatia*. Vermittelndes Stadium zwischen Fig. 5 u. 6. Behandlung wie Fig. 5.

Fig. 9. Dasselbe wie in Fig. 5.

Fig. 10. Zeichnung eines reifenden Spermatozoons von *Helix pomatia*, die uns den Bau und die Lageverhältnisse des Apparats dieser Stadien zeigt. Dieselbe Vergrößerung wie bei den Photographien. Kopsch'sche Methode. (*a*—Apparat).

Fig. 11. Die vom Apparat eingenommene Partie eines schon bedeutend längeren Spermatozoons wie das der Fig. 10. Behandlung wie oben.

Fig. 12 wie Fig. 10.

Fig. 13 u. 14. Zwei nahe stehende Entwicklungsstadien der Spermatiden von *Helix pomatia*. Der in einzelne Ringe zerfallene Apparat unterliegt hier einer Teilung in zwei Partien. Behandlung wie oben.

Fig. 15 u. 16. Verschiedene Entwicklungsstadien der Spermatiden von *Sphinx Ligustri*. Hier treten die zwei Bildungen, nämlich die Mitochondrien, die sich zur Bildung des Nebenkerns (*n*) (Mitochondrienkörper) vereinigten, und die den Apparat (*a*) repräsentierenden Fäden, voneinander getrennt auf. (*k* — Kern). Subl. + Osmiumsäure, Eisenhämatoxylin.

Fig. 17 u. 18. Spermatocyten von *Sphinx Ligustri*. In diesen Zellen blieben nach starker Extraktion des Eisenhämatoxylins auch nach totaler Entfärbung der Mitochondrien die Apparatfäden (*A*) intensiv schwarz gefärbt. Subl. + Osmiumsäure. Eisenhämatoxylin.

Fig. 19. Dasselbe wie Fig. 17 u. 18. Mehr peripher gelegene Zellen nach schwächerer Extraktion. Hier blieben neben den intensiv schwarzen Apparatfäden auch die heller gefärbten Mitochondrien erhalten.

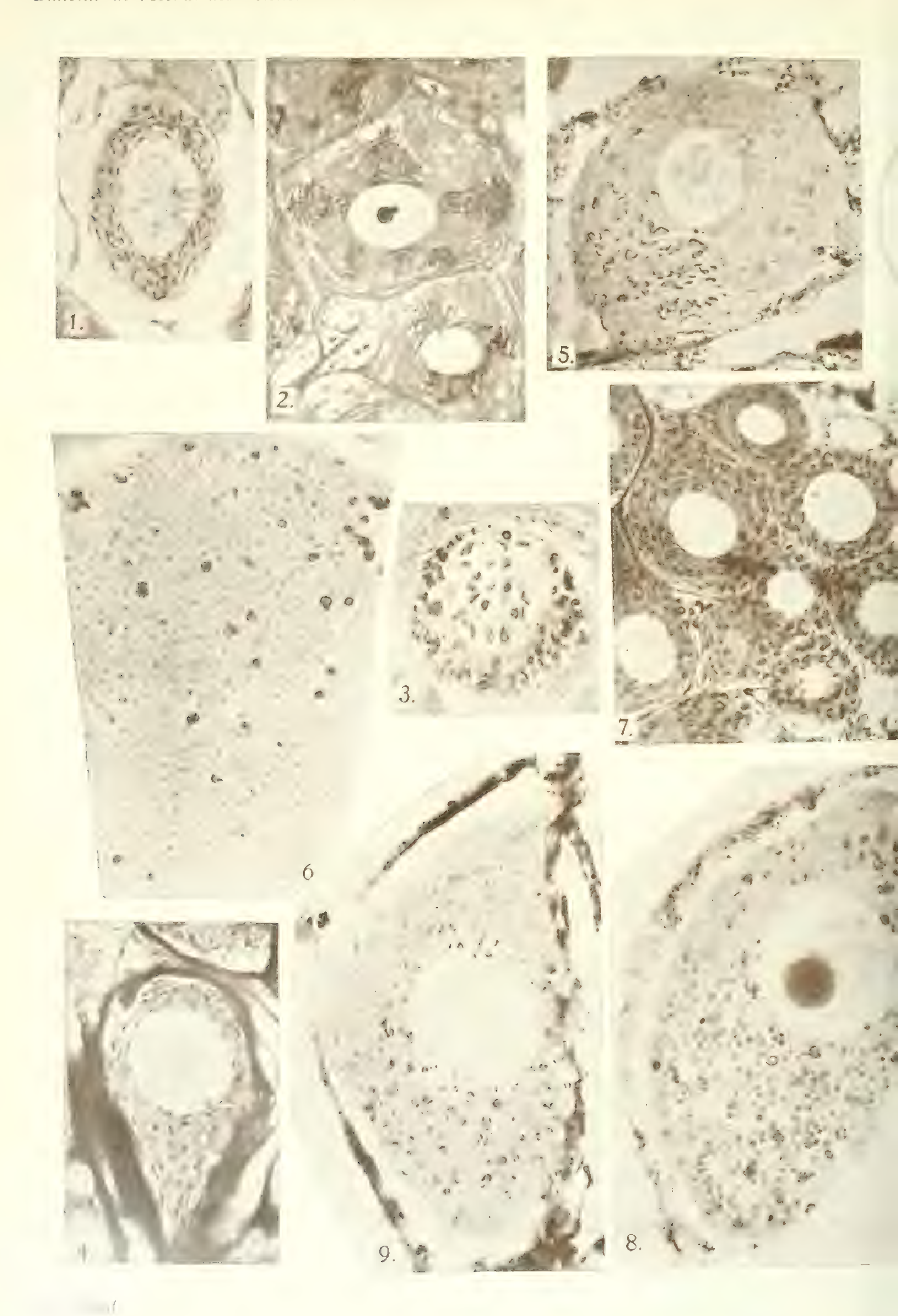
Fig. 20, 21, 22. Wie Fig. 15 u. 16.

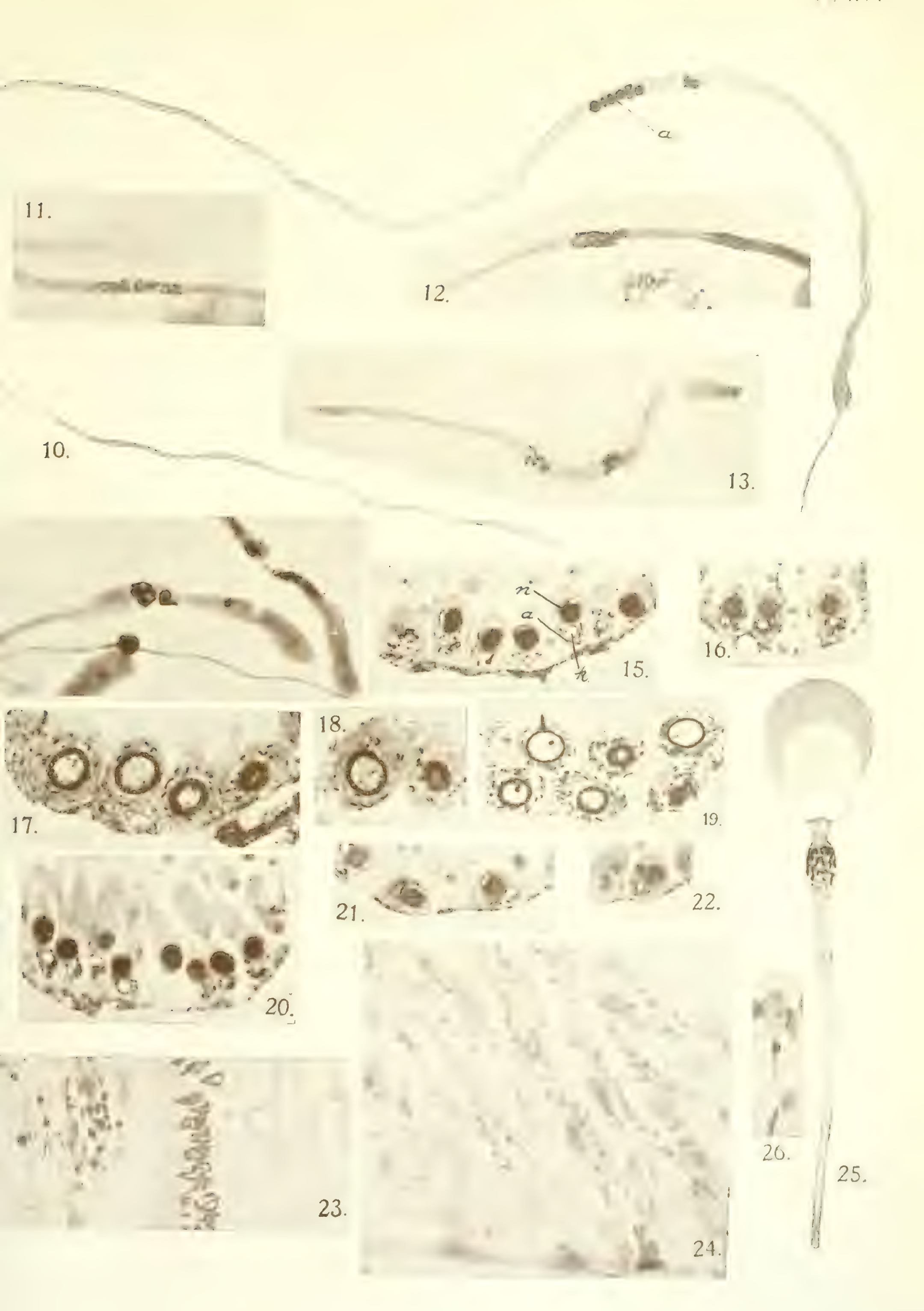
Fig. 23. Eine Partie eines mit Spermatozoen erfüllten Nebenhodenkanälchens von *Cavia*. Die Apparate treten hier an allen Spermatozoen auf; rechts sind auch die Apparate der Nebenhodenepithelzellen zu sehen. Subl. + Osmiumsäure. Kopsch.

Fig. 24. Wie Fig. 23. Cajal-Golgi'sche Silberimprägnation.

Fig. 25. Zeichnung eines völlig ausgereiften Spermatozoons aus dem Nebenhoden von *Cavia*. Subl. + Osm. Kopsch.

Fig. 26. Wie Fig. 25.


1.
2.
5.
7.
6
3.
9.
8.


11.
12.
a
10.
13.
n
a
h
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.

O strukturze komórek nerwowych u różnych owadów. — Über den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen Insekten.

Mémoire

de Mlle WANDA BIAŁKOWSKA et Mlle ZOFIA KULIKOWSKA,

présenté par M. J. Nusbaum m. c. dans la séance du 6 Mai 1912.

(Planche XVI).

Einleitung.

Bei der Fortsetzung unserer vergleichend histologischen Untersuchungen über die Nervenzellen der wirbellosen Tiere [1]) [2]) handelte es sich uns darum, den Bau der Nervenzellen der Insekten näher zu erforschen. In vorliegender Studie stellten wir uns nämlich die Aufgabe, bei den Insekten alle diejenigen Strukturen, wie die Neurofibrillen, der Golgi-Kopsch'sche Apparat, das Tigroid, die Mitochondrien und die intrazellulären Einwucherungen des perizellulären Hüllgewebes (Trophospongien Holmgren's), die schon in verschiedenen Zellen der Wirbeltiere und einiger Wirbellosen bekannt sind, festzustellen.

Alle die hier zur Besprechung gelangenden Bildungen sind für die Insekten neu; in der ganzen diesbezüglichen Literatur konnten wir wenigstens nicht einmal Andeutungen darüber finden. Wir gehen auch demzufolge gleich zur Darstellung unserer eigenen Beobachtungen über.

Das Material, dessen wir uns bedienten, beschränkte sich auf

[1]) Wanda Białkowska u. Zofia Kulikowska. Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat der Nervenzellen bei den Hirudineen und *Lumbricus*. Anat. Anz. 1911.

[2]) Zofia Kulikowska. O aparacie Golgiego w komórkach nerwowych u owadów 1911. Księga pamiątkowa dla Prof. J. Nusbauma.

folgende Formen: *Dytiscus marginalis, Hydrophilus piceus, Periplaneta orientalis,* Larven der *Libelluliden, Locusta viridissima,* Puppen von *Sphinx ligustri* und Raupen von *Arctia.*

I. Die Neurofibrillen.

Vor allem werden wir uns mit den Neurofibrillen, ihrem Bau, den Lageverhältnissen und deren Beziehungen zu anderen Strukturen beschäftigen.

Das Material, das sich uns speziell für die Auffindung der Neurofibrillen als besonders geeignet erwies, waren von den oben genannten Insekten *Periplaneta orientalis* und die Larven der Libelluliden.

Von den Methoden bedienten wir uns der von Bielschowsky und Cajal. Besonders günstige Resultate ergab die von Boule[1]) angegebene Modifikation der Cajal'schen Methode Diese besteht in der Konservierung der Präparate in einer Formalinlösung mit geringem Zusatz von Essigsäure und Ammoniak, nachträglicher Versilberung in einer Höllensteinlösung und Reduktion in Pyrogallussäure. Wie in den Methoden Cajal's, so ist auch in dieser Modifikation die Konzentration der Höllensteinlösung und deren Einwirkungsdauer für die Intensität und Genauigkeit der Neurofibrillenimprägnation ausschlaggebend. Nach unserer Erfahrung ist eine 1·5%-ige Lösung hier am zweckmäßigsten. Bei Anwendung stärkerer Lösungen treten öfters in den Zellen die Höllensteinniederschläge zu stark hervor und die Neurofibrillenstruktur erscheint übermäßig granuliert. Wir konnten auch konstatieren, daß man durch langsame Wirkung schwacher Lösungen eher naturgetreue Bilder erhält.

Die Bielschowsky'sche Methode, deren wir uns ebenfalls bedienten, erwies sich für diese Objekte als weniger elektiv denn die oben genannte. Es sei auch bemerkt, daß eine schöne Imprägnation reiner Fibrillen sich in den Nervenzellen der Insekten nur äußerst schwer erlangen läßt.

Bei den zahlreichen von uns unternommenen Versuchen erhielten wir verschiedene Bilder. Öfters kam z. B. bloß eine Imprägnation des plasmatischen Retikulums zustande, besonders bei An-

[1]) Kowalski, Cellule, Bd. 25, 1909.

wendung der Bielschowsky'schen Methode. Es sei jedoch ausdrücklich betont, daß diese Strukturen mit den Neurofibrillen nicht zu verwechseln sind. Präparate, die wir als mißlungen betrachteten, blieben einfach unberücksichtigt, obwohl sich auch hier die unvollständig gefärbten Fibrillen verfolgen ließen. Diese treten hier in den Wabenwänden der Netze, die sich schon auf den ersten Blick von denen der Neurofibrillen unterscheiden, in Form von Granulationen und kurzen Fädchen hervor. Es ist klar, daß wir es hier mit einer unvollständigen Imprägnation zu tun haben.

In der ganzen Versuchsreihe erhielten wir jedoch auch endlich mit der Cajal'schen, wie auch der Bielschowsky'schen Methode intrazelluläre Netze, die vollkommen den in den Nervenzellen der Wirbeltiere und anderer Wirbellosen bekannten Neurofibrillenstrukturen gleichen. Für ihre nervöse Natur spricht vor allem ihr charakteristisches Gesamtbild, insbesondere der Umstand, daß dieses Netz nicht auf den Zellleib beschränkt bleibt, sondern kontinuierlich in den Nervenfortsatz übergeht.

Bei allen von uns untersuchten Formen fanden wir einen im allgemeinen ähnlichen Fibrillentypus, jedoch mit gewissen charakteristischen, durch die verschiedene Zellengröße bedingten Unterschieden im Bau der Netze.

In den großen Zellen, die an Plasma äußerst reich sind, sehen wir ein dichtes, die ganze Zelle einnehmendes Netz von dünnen und zarten, polygonale Maschen bildenden Fäden. In der perinukleären Partie sind diese Netze dichter als gegen die Peripherie zu. (Vergl. z. B. Fig. 1, die eine große Nervenzelle von *Periplaneta* darstellt). In solchen Neurofibrillennetzen lassen sich einzelne Fäden auch auf längeren Strecken verfolgen, sie verzweigen sich dann und verlieren im Netz. Dieses bleibt, wie wir schon betonten, nicht auf den Zelleib beschränkt, sondern erstreckt sich auch, sowohl in großen, wie auch in kleinen Zellen, kontinuierlich bis in den Nervenfortsatz. Im Anfangsteil des Fortsatzes nehmen die Maschen auf längeren Strecken eine langgestreckte Form an und gehen erst stufenweise iu einzelne Fibrillen über. Dies sehen wir in Fig. 4, die uns eine Zelle mittlerer Größe, und in Fig. 2, die eine kleine Zelle darstellt.

In mittelgroßen Zellen ist das Netz nicht mehr so fein wie in den großen. Die einzelnen Fibrillen sind hier viel dicker, die durch sie gebildeten Netze weisen weniger Maschen auf und sind

nicht so zart (Fig. 4 und 5). Auch hier sieht man einzelne stärkere Fibrillen in charakteristischer Anordnung auftreten.

Einen anderen Charakter weisen die Neurofibrillennetze der kleineren Zellen auf, wie sie die Fig. 2 u. 3 darstellen. Der Bau dieser Netze ist viel weniger kompliziert. In der Nähe des Kerns sieht man eine dickere Fibrille, die sich gegen die Peripherie in dünnere, auch nur wenige Maschen bildende Verzweigungen auflöst. Der ganze Komplex nimmt auch nur die perinukleäre und zentrale Zellpartie ein.

Am einfachsten sind die Verhältnisse in ganz kleinen Zellen mit verhältnismäßig großem Kern und kleiner Plasmamasse. Die Verzweigungen der dicken perinukleären Fibrille erreichen hier nicht mehr die Peripherie; sie sind nur kurz, als wenn sie in der Anfangsphase ihrer Entstehung stünden (Fig. 6).

Die Neurofibrillennetze der Insekten erinnern in ihrem Bau einigermaßen an die von R. Weigl[1]) bei den Cephalopoden beschriebenen. Auch hier haben wir Bilder vor uns, die den von Held[2]) beschriebenen ähneln. Es drängt sich also auch da die Frage auf, ob die mit der Größe der Zellen abnehmende Kompliziertheit der Netze, die sich schließlich fast zu einer einzigen dikken Fibrille reduzieren, nur durch die Plasmamenge und Größe der Zelle bedingt wird, oder ob wir es da mit verschiedenen Entwicklungsstadien der Neurofibrillen zu tun haben.

Es sei noch mit einigen Worten des Verhaltens dieser Strukturen anderen Reagenzien gegenüber gedacht. Sehr interessante Präparate erhielten wir öfters nach Konservierung in reiner Osmiumsäure und in Sublimat-Osmiumgemisch. Während eine gute Silberimprägnation nach der Cajal'schen Methode die Neurofibrillen als schwarze, mehr oder weniger gleichmäßige Netze zeigt, erhielten wir da ganz andere Bilder; an Stelle des silbergeschwärzten Netzes traten nämlich helle, kanälchenähnliche Bildungen hervor. Diese Bilder stehen zu den nach der Cajal'schen Methode erhaltenen in einem äußerst innigen Verhältnis. Auch diese hellen kanälchenähnlichen Systeme variieren in ihrem Bau mit der

[1]) R. Weigl. Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat in den Ganglienzellen der Cephalopoden. Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie, 1910.

[2]) H. Held. Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. Leipzig, 1909.

Größe der Zellen; in großen Zellen z. B. sehen wir ein feines Netz, dessen Bau und Lage vollkommen dem der Neurofibrillennetze gleicht (Fig. 7), so daß es keinem Zweifel unterliegt, daß wir es da mit einem Negativ des letzteren zu tun haben. Auch in kleinen Zellen finden wir ähnliche Verhältnisse wie die oben für die Neurofibrillen dieser Zellen beschriebenen (Fig. 8 u. 10).

Neben diesen Bildern, die sich mit denen der Neurofibrillen vollkommen decken, finden wir eine Reihe von Übergängen zu äußerst dicken kanälchenähnlichen und zu zerflossenen, unregelmäßigen Bildungen (Fig. 8). Es ist klar, daß der Inhalt dieser Gebilde ein anderer ist, als der der feinen Netze, und sich gewiß nicht auf die Neurofibrillensubstanz beschränkt; wir haben es hier höchstwahrscheinlich auch noch mit gewissen Teilen des sie umgebenden undifferenzierten Neuroplasmas zu tun. Daß es gewiß nicht Artefakte, z. B. zerflossene Plasmapartien sind, dafür spricht außer verschiedenen anderen Gründen auch die äußerst gute Konservierung dieser Präparate, wie auch der Umstand, daß der Querschnitt dieser Bildungen immer schön rund bleibt.

II. Der Golgi-Kopsch'sche Apparat.

Zur Darstellung des Golgi-Kopsch'schen Apparates bedienten wir uns, wie schon angedeutet wurde, vor allem der Osmiummethoden, nämlich der von Kopsch[1]) und ihrer Modifikation von Sjövall[2]). Die schönsten Bilder gab uns eine von Weigl[3]) angegebene Modifikation, die in der Konservierung in einem Sublimat-Osmiumgemisch und nachträglicher Osmierung besteht. Nur mit Hilfe dieser Methode gelang es uns, bei dem, was die Darstellung des Apparats anbelangt, besonders schwierig zu behandelnden Objekt, wie es das Nervensystem der Insekten ist, naturgetreue Bilder zu erhalten. Durch andere Methoden, wie z. B. die Golgi'sche Modifikation der Cajal'schen Silberimprägnation, werden zwar die Nervenzellen der Insekten ziemlich gut konser-

[1]) F. Kopsch. Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittels Osmiumsäure. 1902. Sitz.-Ber. der Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. XL.

[2]) E. Sjövall. Über Spinalganglienzellen u. Markscheiden. Hygiea, 1906.

[3]) R. Weigl. Studya nad aparatem Golgi-Kopscha i trofospongiami Holmgrena w komórkach nerwowych kręgowców. Archiwum naukowe, 1910.

viert, ihr Plasma, wie auch der Apparat, unterliegt jedoch dabei einer verhältnismäßig starken Destruktion und Vakuolisation. Wir bedienten uns auch dieser Methode ausschließlich zwecks Entdekkung der Apparate, wobei sie dank ihrer leichten Handhabung sehr gute Dienste leistet. — Dies gilt auch für die Sjövall'sche Methode, denn auch da unterliegt durch die Formolwirkung der Apparat und in höherem Maße die ganze Zellsubstanz gewissen, oft sehr starken Veränderungen.

Was nun die Morphologie des Golgi-Kopsch'schen Apparates bei den verschiedenen Insektengruppen anbelangt, so sei vor allem erwähnt, daß der Apparat sich bei den verschiedenen Gruppen nicht gleich verhält, sondern im Gegenteil infolge der Mannigfaltigkeit seines Baues eine ganze Reihe von Übergängen zwischen zwei extremen Typen bildet. Einer dieser Typen, das wären die Verhältnisse, wie man sie in ähnlicher Form bei den Krustaceen findet, der andere dagegen solche, wie man ihnen bei den Wirbeltieren, wie auch bei manchen Wirbellosen, z. B. Cephalopoden begegnet.

Den ersten Typus finden wir z. B. bei *Periplaneta orientalis*. Der Apparat tritt hier ausschließlich in Form von isoliert liegenden, kurzen, geraden oder gebogenen Fädchen auf. Einen ähnlichen Apparat, was die Ausbildung seiner Fäden anbelangt, finden wir in den Nervenzellen der Libellulidenlarven.

Bei den Puppen von *Sphinx ligustri* wie auch den Raupen von *Arctia* bilden die Apparate eine Übergangsform von einfachen zu mehr komplizierten Verhältnissen. Wir finden hier nämlich außer geraden und gebogenen, manchmal zu Halbkreisen oder Kreisen sich schließenden Fäden, auch längere, öfters gewundene, die sich auch hie und da verästeln, jedoch nie miteinander verbinden. Die so mannigfachen Bilder sind bei diesen Insekten derart verteilt, daß in einem Nervenknoten neben Zellen mit einem ganz einfach ausgebildeten Apparat oft wieder solche mit schon stärker entwikkelten zu liegen kommen. Gewöhnlich finden wir auch in einer und derselben Zelle neben ganz kurzen und geraden auch längere, geschlängelte und verästelte Fäden.

Im Nervensystem von *Locusta* finden wir ähnliche Verhältnisse, mit dem Unterschied vielleicht, daß hier, besonders in den größeren Zellen, längere, gewundene Fädchen vorwiegen (Fig. 14).

Dem zweiten Typus schon äußerst nahe stehende Apparate finden wir bei *Dytiscus*. Hier gehen die einzelnen ziemlich langen und verästelten Fädchen auch schon Verbindungen ein und bilden auf diese Weise kleine Knäuel und Körbchen (Netze). Diese Netze erinnern durch ihr Verhalten lebhaft an bestimmte Formen des Apparats der Wirbeltiere, wie auch einiger Wirbellosen, vor allem an die der Cephalopoden, entfernen sich dagegen weit von dem Apparat der Krustaceen (Fig. 11 u. 15).

Die Menge der den Apparat aufbauenden Substanz wie auch ihre Verteilung in der Nervenzelle unterliegt bei den verschiedenen Insektengruppen ebenfalls gewissen Veränderungen. Bei *Periplaneta* z. B. bleibt die Masse des Apparates eine äußerst geringe. Bei allen anderen von uns untersuchten Insekten tritt er wieder in großer Menge auf.

Was die Variabilität der Verteilung des Apparates in der Zelle anbelangt, so sehen wir, daß er z. B. bei *Dytiscus*, *Locusta* und in den kleinen Zellen der Libellulidenlarven ziemlich gleichmäßig auf die ganze Zelle verteilt ist. Seine einzelnen Fäden erreichen hier einerseits die Zellperipherie, erstrecken sich aber auch andererseits bis zum Kern (Fig. 14 u. 17). Bei anderen Formen, z. B. in den großen Zellen der Libellulidenlarven läßt der Apparat immer eine verhältnismäßig breite, perinukleäre Zone beinahe gänzlich frei, nimmt also nur die zentrale und periphere Plasmapartie ein (Fig. 13). In keinem dieser Fälle treten jedoch die Apparatfäden aus dem Zellkörper heraus, dringen auch anderseits nicht in den Zellkern ein.

Es sei hier noch auf ein äußerst charakteristisches Verhalten des Apparats der Insektennervenzellen aufmerksam gemacht, wie man etwas Ähnliches weder bei den Wirbeltieren noch bei Wirbellosen findet. Wie bekannt, bleibt bei Wirbeltieren und Wirbellosen das für die Nervenzellen charakteristische Plasma mit seinem Tigroid auf den Zellleib beschränkt und geht nie in den Nervenfortsatz über. Auch die Stelle des Austrittes des Nervenfortsatzes, der sogenannte Ursprungshügel bleibt immer so vom Tigroid, wie auch von der Apparatsubstanz gänzlich frei. Bei den Insekten wird nun diese Stelle auch oft vom Apparat eingenommen. Wir sehen weiter, daß das Plasma der Nervenzellen bei den Insekten oft den Nervenfortsatz begleitet und auf diese Weise manchmal als Scheide des Nervenfortsatzes bis in die Zentralmasse gelangt. Dies Plasma

wird nun immer von einzelnen Apparatfäden begleitet (Fig. 16 u. 19). Auch die letzteren gelangen auf diesem Wege öfters bis in die Zentralmasse.

Das Verhalten des Zellplasmas und seiner Apparatmasse im Nervenfortsatz läßt sich am klarsten bei den birnenförmigen Zellen beurteilen. Die Apparatfäden lagern sich hier im Nervenfortsatz oder vielmehr in dem ihn umgebenden Zellplasma parallel der Längsachse des Fortsatzes (Fig. 17). Im Querschnitt des Fortsatzes sehen wir an seiner Peripherie einen schmalen plasmatischen Ring, dem die einzelnen regelmäßig verteilten Apparatfäden eingelagert sind. Obwohl sich die Apparatfäden in den Zellkörpern eigentlich in verschiedenen Richtungen kreuzen, findet man dennoch, daß sie im großen und ganzen der Zelloberfläche ungefähr parallel verlaufen.

In den kleinen Zellen ist die Verteilung der Apparatmasse eine etwas andere. In den Zellen mit exzentrisch gelagertem Kern nimmt der Apparat gewöhnlich nur einen Zellpol, und zwar den der größten Plasmaanhäufung ein. In solchen Zellen, wo der Kern eine mehr zentrale Lage besitzt, sammeln sich die Apparatfäden öfters an den Zellpolen an. In den kleinen, plasmaarmen Zellen, in denen der Kern beinahe die ganze Zelle und das Plasma nur eine schmale periphere Zone einnimmt, beschränkt sich der Apparat ausschließlich auf eine Lage von Fäden, die den Kern einschließen (Fig. 12).

Die den Apparat der Insekten aufbauende Substanz verhält sich bei Anwendung von Reagenzien und Färbemitteln bei verschiedenen Gattungen auch verschieden. Bei Formen, deren Apparat einen komplizierten Bau aufweist, ist dieses Verhalten ein ähnliches wie das des Apparats der Wirbeltiere; bei Formen mit einfacher gebautem dagegen ist es von dem des Wirbeltierapparates verschieden, nähert sich dagegen dem Verhalten des Apparates der Cephalopoden (Weigl)[1]) und vor allem dem der Krustaceen (Poluszyński)[2]).

So sehen wir nämlich, daß bei den Formen mit komplizierteren

[1]) A. a. O.

[2]) G. Poluszyński. Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Krustaceen. Bull. de l'Acad. d. Scienc. Cracovie, 1911.

Apparaten diese gerade so wie bei den Wirbeltieren nur durch starke Osmiumlösungen konserviert werden und sich nach längerer Einwirkung schwärzen. Schwache wie auch durch Diffusion geschwächte Osmiumlösungen (in den zentralen Partien der Präparate) sind schon nicht imstande, die Apparatsubstanz vollständig zu konservieren, sie rufen vielmehr eine gewisse Destruktion hervor, die mit Quellung und partieller Auslaugung der sich mit Osmium schwärzenden Substanz einhergeht. Auch gegen andere gewöhnlich gebrauchte Reagenzien, z. B. Alkohol, Sublimat, Trichlormilchsäure und Formalin, verhält sich die Substanz solcher Apparate ähnlich, wie es Weigl[1]) bei den Wirbeltieren fand. Durch diese Reagenzien wird die sich mit Osmium schwärzende Substanz nicht konserviert, sie unterliegt vielmehr vor allem einer starken Quellung und wird dann nach längerer oder kürzerer Dauer (je nach dem angewandten Reagens) ausgelaugt. In solchen Präparaten tritt dann der Apparat nach gewöhnlichen Färbungen gerade so wie bei den Wirbeltieren als Negativ in Gestalt von hellen Kanälchen auf.

Bei anderen Formen mit einfachem Apparat tritt ihr Apparat auch nach Konservierung in gewöhnlich gebrauchten Reagenzien (Sublimat, Alkohol u. s. w.) und Färbemitteln (z. B. Eisenhämatoxylin, Kristallviolett) öfters in positivem Bilde auf. Auch in den zur Darstellung der Mitochondrien und des Tigroids angefertigten Präparaten (Benda'sche und Nisl'sche Methode) erscheint der Apparat manchmal intensiv gefärbt. Durch dieses Verhalten nähert sich der Apparat der genannten Insekten volkommen dem der Krustaceen.

Im Bau der Apparatfäden wie auch in ihrer gegenseitigen Gruppierung und Verteilung in der Zelle treten gewisse äußerst charakteristische Unterschiede auf zwischen dem Apparat der Insekten und demjenigen der Krustaceen, den wir dank der Freundlichkeit des Herrn Poluszyński an seinen eigenen Präparaten zu besichtigen Gelegenheit hatten. Die Apparatfäden der Krustaceen sind gerade oder auch kreisförmig gebogen, bis zu Ringen geschlossen, verästeln sich nie und bilden auch niemals Netze. In dieser Hinsicht bilden also bei Insekten die Apparate, die, wie gezeigt wurde, bei einigen ihrer Repräsentanten durch Verzwei-

[1]) A. a. O.

gung und gegenseitige Verbindung ihrer Fäden stellenweise dichte Netze bilden können, einen schönen Übergang vom Typus des Apparats der Krustaceen zu anderen Typen, die in Gestalt verzweigter Netze bei Wirbeltieren z. B. und einigen Wirbellosen auftreten.

Was die Verteilung des Apparats in der Zelle anbelangt, so bildet hier einen wichtigen und äußerst charakteristischen Unterschied im Vergleich mit dem Apparat der Krustaceen die interessante Tatsache, daß bei den Insekten der Apparat nicht nur den Ursprungshügel nicht frei läßt, wie es bei den Wirbeltieren und einigen Wirbellosen, z. B. Anneliden, Gasteropoden, vor allem in besonders charakteristischer Weise eben bei den Krustaceen der Fall ist, sondern auch den Nervenfortsatz auf oft weiter Strecke begleitet.

Der am meisten in die Augen fallende Unterschied ist aber der, daß die Menge der Fäden, hiermit auch die Massenentwicklung des Apparats bei den Insekten eine viel größere ist als bei den Krustaceen. Bei den letzteren ist nämlich — im Vergleich zu den Wirbeltieren wie auch Wirbellosen z. B. Anneliden und Gasteropoden — die gesamte Apparatmasse eine äußerst geringe, bei den von uns untersuchten Insekten ist sie dagegen (mit Ausnahme von *Periplaneta*) ungefähr gleich wie bei Wirbeltieren und anderen Wirbellosen.

III. Die Mitochondrien.

Zwecks Darstellung der Mitochondrien bedienten wir uns der Methoden von Benda und Altmann. Auch an Präparaten, die in Sublimat + Osmiumsäure konserviert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurden, lassen sie sich sehr leicht und sehr schön darstellen.

In nach diesen Methoden behandelten Ganglienzellen der Insekten finden wir einzelne, intensiv gefärbte Granulationen und Granulaketten, wie auch glatte, kürzere oder längere, vorwiegend geschlängelte Fäden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Bildungen uns die Mitochondrien dieser Zellen darstellen (Fig. 20). Sie lassen sich auch äußerst leicht von den bei einigen Insekten gleichzeitig mit ihnen gefärbten Apparatfäden unterscheiden.

Sie besitzen bei allen von uns untersuchten Insekten eine ähn-

liche Ausbildung. Auch die Zellgröße spielt bei der Ausbildung dieser Strukturen keine solche Rolle, wie wir es z. B. bei den Neurofibrillen und dem Apparat sahen. Sie nehmen vielmehr bei allen von uns untersuchten Insekten immer die ganze Zelle ein, die sie auch gewöhnlich äußerst dicht erfüllen, gehen aber auch in den Nervenfortsatz über, wo sie dann schon ausschließlich in Gestalt langer, gewundener Fäden erscheinen.

Sehr interessante Bilder des gegenseitigen Verhaltens der bis jetzt beschriebenen Bildungen gaben uns Präparate, die in Sublimat-Osmium konserviert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurden. Hier erhalten wir in einer Zelle gleichzeitig den Apparat, die Mitochondrien und helle, sehr deutliche Neurofibrillennegative. Diese Bilder ermöglichen uns eine leichte Orientierung über die Lage und das gegenseitige Verhalten dieser Strukturen. Wir sehen z. B., daß in den großen Nervenzellen die Neurofibrillen ein dichtes Maschennetz bilden. In den Maschen dieses Netzes befindet sich der Apparat. Die Mitochondrien sind dann regelmäßig auf das ganze Plasma verteilt. In den kleinen Zellen, wo die Neurofibrillenstruktur gewöhnlich nur aus e i n e r den Kern umgebenden, dicken und sich verästelnden Fibrille besteht, nehmen auch die spärlichen Apparatfäden nur eine schmale, perinukleäre Zone ein, die Mitochondrien bleiben jedoch auch da, gerade so wie in den großen Zellen, auf die ganze Zelle verteilt.

IV. Das Tigroid.

Mit einigen Worten sei zwecks Vervollständigung des Gesamtbildes der Struktur der Insektennervenzellen auch der für die Nervenzellen charakteristischen Substanz, nämlich des Tigroids gedacht.

An Präparaten von Nervenzellen der Insekten, die nach den speziellen Tigroidmethoden behandelt wurden, tritt das Tigroid in Gestalt von Schollen auf, deren Masse sich vorwiegend als granuliert erweist. Diese Schollen erfüllen die ganze Plasmamasse, bleiben jedoch ausschließlich auf den Zellkörper beschränkt und dringen nie in den Zellfortsatz ein, welcher also von Tigroid gänzlich frei bleibt (Fig. 9). Es sei auch hervorgehoben, daß diese Struktur v o n d e n a n d e r e n, o b e n b e s c h r i e b e n e n B i l d u n g e n g a n z u n a b h ä n g i g i s t und mit ihnen, also weder mit den Mi-

tochondrien, noch mit dem Golgi-Kopsch'schen Apparate (gegen Legendre[1]) etwas gemein hat. Dies beweist zur Genüge ihre morphologische Ausbildung wie auch Verteilung in der Zelle.

V. Das Verhalten des die Zelle umgebenden Hüllgewebes.

Zum Schluß möchten wir noch kurz auf die Anschauungen Holmgren's eingehen. In dieser Hinsicht müssen wir bemerken, daß bei den Insekten gerade so wie auch bei anderen Tieren der Golgi-Kopsch'sche Apparat nichts mit dem extrazellulären, in die Zelle einwuchernden Hüllgewebe gemein hat. Die Begründung dieser Ansicht scheint uns hier in Anbetracht einer ganzen Reihe übereinstimmender Arbeiten überflüssig zu sein. Was dagegen das gegenseitige Verhalten der Zelle und des sie umgebenden Hüllgewebes anbelangt, so können wir konstatieren, daß auch bei den Insekten die Fibrillen des die Nervenzelle umgebenden Gewebes öfters in diese eindringen, in ihrem Verhalten dann auch an die Verhältnisse erinnern, die von anderen Wirbellosen her bekannt sind. Solche Bilder sind jedoch bei den Insekten, im Vergleich mit den Verhältnissen bei anderen Wirbellosen, insbesondere bei Krustaceen, viel seltener. Überhaupt sind diese Einwucherungen hier nur schwach entwickelt und bleiben auch vorwiegend auf eine schmale Randpartie der Zelle beschränkt. Nur selten, besonders bei *Periplaneta*, dringen auch dickere Fibrillen tiefer in das Zellinnere ein, wo sie sich dann öfters verästeln (Fig. 18).

Es sei uns erlaubt, an dieser Stelle unserem hochverehrten Lehrer, Prof. Dr. J. Nusbaum, wie auch seinem Assistenten, Dr. Rudolf Weigl, für die Anregung, wissenschaftliche Leitung und Unterstützung unseren innigsten und wärmsten Dank auszusprechen.

[1]) A. Legendre. Recherches sur le réseau interne de Golgi des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Anat. Anz., Bd. 36, 1910.

Erklärung der Abbildungen und Mikrophotogramme der Tafel.

Die Zeichnungen 1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 20 wurden mittels Reichert's Immersionssystem $^1/_{12}$ und Okular 4, bei Zuhilfenahme eines Abbe'schen Zeichenapparats, in Objekttischhöhe ausgeführt.

Die Photogramme 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19 wurden mittels Zeiss' Apochr. 2 mm und Projektionsokular 4, bei zirka 800-facher Vergrößerung von Dr. R. Weigl angefertigt. Fig. 13, 17, 18 wurden der Arbeit von Frl. Kulikowska entnommen.

Fig. 1. Große Zelle aus einem Bauchganglion von *Periplaneta orientalis.* — Bau und Lagerung des Fibrillennetzes der großen Zellen. Boul'sche Modifikation der Cajal'schen Methode.

Fig. 2. Kleine Zelle aus einem Bauchganglion von *Periplaneta orientalis.* — Bau und Lagerung des Fibrillennetzes der kleinen Zellen. Boul'sche Modifikation der Cajal'schen Methode.

Fig. 3. Kleine Zelle aus einem Bauchganglion von *Periplaneta orientalis.* Behandlung nach Bielschowsky's Methode.

Fig. 4. Eine mittelgroße Zelle aus dem Bauchganglion einer Libellulidenlarve. — Das Neurofibrillennetz ist ärmer an Maschen und nicht so zart wie in den großen Zellen. Boul'sche Modifikation der Cajal'schen Methode.

Fig. 5. Mittelgroße Zelle aus einem Bauchganglion von *Periplaneta.* — Bielschowsky's Methode.

Fig. 6. Ganz kleine Zelle aus dem Bauchganglion einer Libellulidenlarve. — In der Nähe des Kerns eine dickere Fibrille, die sich gegen die Peripherie in dünnere Verzweigungen auflöst. Boul'sche Modif. der Cajal'schen Methode.

Fig. 7. Große und mittlere Zellen aus dem Bauchganglion einer Libellulidenlarve. — Das negative Bild des Neurofibrillennetzes. Sublimat + Osmiumsäure.

Fig. 8 u. 10. Die kleinen Zellen aus dem Bauchganglion von *Dytiscus marginalis.* — Behandlung wie in Fig. 7.

Fig. 9. Große Zelle aus dem Bauchganglion von *Periplaneta orientalis.* — Das Tigroid. Nissl'sche Methode.

Fig. 11 u. 15. Mittlere Zellen aus einem Thorakalganglion von *Dytiscus marginalis.* — Die Apparatfäden bilden kleine Knäuel und Körbchen. Modifikation der Kopsch'schen Methode.

Fig. 12. Die kleinen Zellen aus einem Bauchganglion von *Locusta viridissima.* — Kopsch'sche Methode.

Fig. 13. Große Zellen aus dem Bauchganglion einer Libellulidenlarve. — Die perinukleäre Zone ist vom Apparate gänzlich frei. Sjövall'sche Methode.

Fig. 14. Große Zellen aus dem Thorakalganglion von *Locusta viridissima.* — Kopsch'sche Methode.

Fig. 16. Die Nervenzellen aus dem Bauchganglion von *Hydrophilus piceus.* Die Apparatfäden gehen in den Nervenfortsatz über. Subl. + Osmiumsäure. Kopsch.

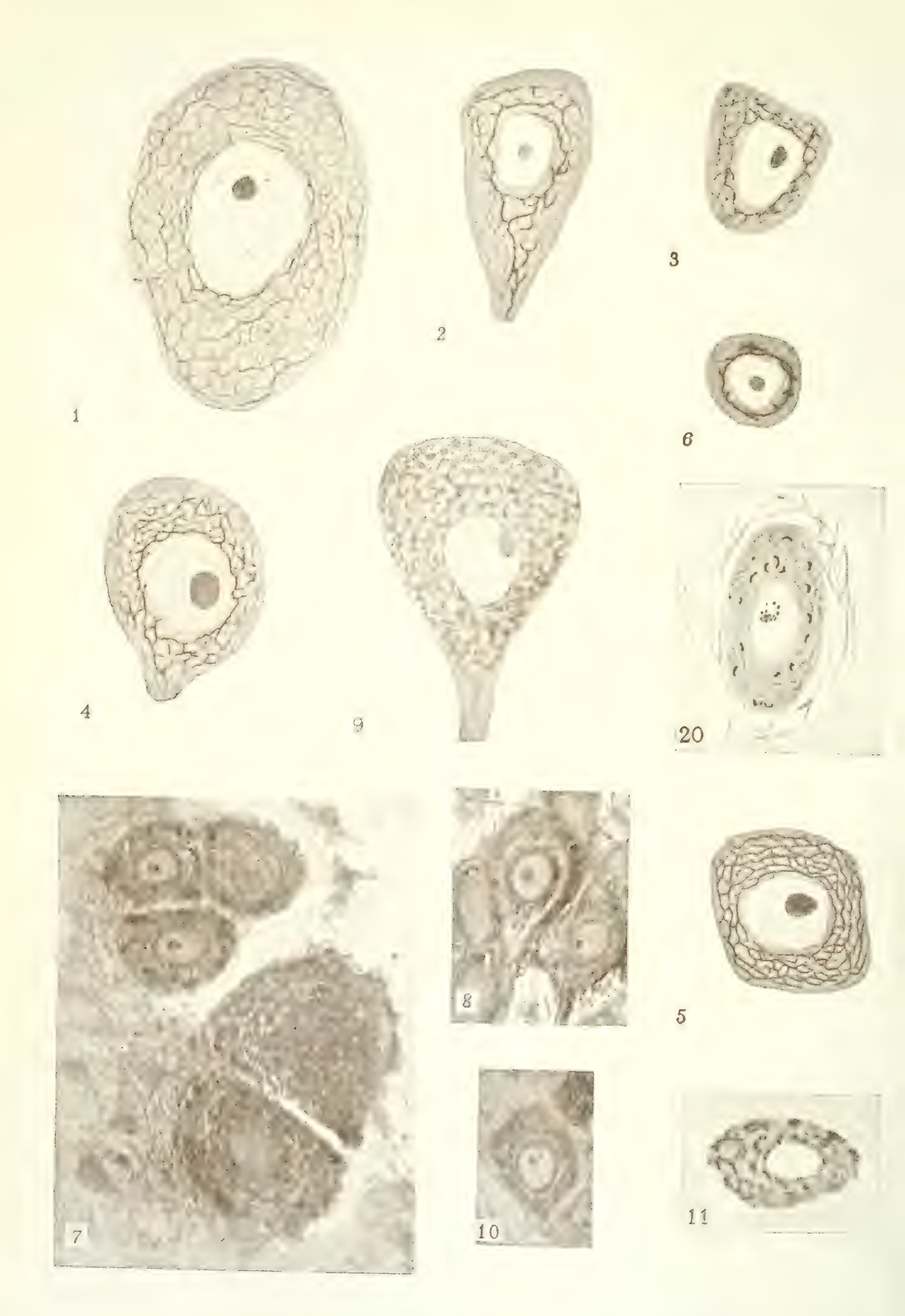
Fig. 17. Mittelgroße Zellen aus dem Bauchganglion einer Libellulidenlarve. Sjövall'sche Methode.

Fig. 18. Eine große Zelle aus dem Thorakalganglion von *Periplaneta orien-*

talis. — Das Eindringen des Hüllgewebes in die Nervenzelle. Sjövall'sche Methode.

Fig. 19. Die Nervenzelle von *Dytiscus marginalis.* — Subl. + Osmiumsäure. Kopsch.

Fig. 20. Mittelgroße Zelle aus dem Bauchganglion einer Raupe von *Arctia.* Schwächer als der Apparat gefärbte Mitochondrien treten hier als dünne, granulierte Fädchen hervor. — Altmann'sche Methode.



W. Białkowska et Z. Kulikowska.


12
13
14
15
16
17
18
19.

Nowy rodzaj wodopójek Wandesia n. g. z Tatr polskich.— Eine neue Hydrachniden-Gattung aus der polnischen Tatra, Wandesia n. g.

Mémoire

de M. **EDWARD SCHECHTEL,**

présenté par M. J. Nusbaum m. c. dans la séance du 6 Mai 1912.

(Planche XVII).

Das neue, in der vorliegenden Notiz behandelte Genus fand ich in einem sehr art- und individuenreichen Hydrachnidenmaterial, welches von Frl. Wanda Białkowska im J. 1911 in der polnischen Tatra gesammelt und mir gefälligst zur Verfügung gestellt wurde.

Außer der genannten hochinteressanten Form enthält dieses Material auch andere Seltenheiten, wie z. B. *Pseudosperchon verrucosus* (neu für Galizien), das noch unbekannte Männchen von *Feltria Nusbaumi* Schecht. und viele andere, teils bekannte, teils aber höchst wahrscheinlich neue Arten, die später zur Beschreibung gelangen werden.

Dem ausgezeichneten norwegischen Acarinologen, Herrn Dr. Sig Thor erlaube ich mir, für sein dem neuen Genus entgegengebrachtes Interesse und die mir erteilten werten Ratschläge auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Wandesia n. g.

Körperform lang ausgezogen, wurmartig. Körperfarbe rot. Haut ziemlich weich, ohne Chitinverhärtungen. Kutikula an der Oberfläche mit leistenartiger Skulptur. Mittelauge nicht vorhanden. Maxillarorgan mit Rüssel. Große Drüsen, besonders auf der Rückenseite zahlreich, am größten ein Paar auf der Bauchseite zwischen den zweiten und dritten Epimeren, wo es ansehnliche Erhebungen bildet. Maxillartaster kurz, mit wenigen Borsten, am Ende sche-

renförmig. Epimeren in vier Gruppen angeordnet, klein, die hinteren von den vorderen abgerückt, alle auf die vordere Bauchflächenhälfte beschränkt. Beine sehr kurz, ohne Schwimmhaare, mit auffallend spärlichen, kleinen Borsten und Härchen. Fußkrallen sichelförmig gekrümmt, allmählich verdünnt, einzinkig, ohne membranartige Erweiterung am Basalteil. Geschlechtshof dicht hinter den letzten Epimeren gelegen, mit gestielten Genitalnäpfen.

Wandesia Thori n. sp.

Alle Angaben in dieser Arbeit beziehen sich auf in schwachen (2—4%) Formollösungen konservierte, vorher durch Erstickung getötete Exemplare.

Nymphe.

Größe und Gestalt. Bei 7 Exemplaren, die ich besitze, ergaben sich folgende Maße für den Körper ohne Maxillarorgan (in Millimetern):

Exemplar	Länge	Breite	Höhe	Augenabstand
α	1·03	0·36	0·32	0·18
β	0·66	0·28	0·23	0·17
γ	0·84	0·3	0·25	0·17
δ	0·63	0·28	0·20	0·14
ε	0·8	0·28	0·26	0·17
ζ	0·95	0·31	0·29	0·20
η	0·93	0·29	0·28	0·18
Durchschnittlich	0·83	0·30	0·26	0·17

Die größte Breite fand ich in der Gegend der letzten Epimeren, wo an den Seiten des Körpers ein Paar größere Drüsen auftritt (Fig 2 u. 6). Die größte Höhe war gewöhnlich in der Gegend des Genitalfeldes, welches aus der Körperwand oft etwas hervorragte. Wie man aus nebenstehender Tafel ersieht, übertrifft die Länge durchschnittlich beinahe dreimal die Breite, in einem Falle (η) sogar mehr als dreimal. Die Breite übertrifft ein wenig aber stets die Höhe, der Körper ist also etwas dorsoventral abgeflacht. Diese langausgezogene, wurmartige Körperform ist sehr eigentüm-

lich und kommt meines Wissens bei keiner anderen Hydrachnidenart vor. Der Körper ist, von der Rückenseite betrachtet, in Fig. 1 u. 2 abgebildet. In Fig. 2 sieht man, daß der Seitenumriß wellenförmig gestaltet ist, dank den aufeinanderfolgenden seitlich auftretenden Drüsenpaaren. Hinter den Augen sieht man neben dem oberen Seitenrand auch den unteren. Es sind dies die schon in der Gattungsdiagnose erwähnten großen Drüsen, welche zwischen dem zweiten und dritten Epimerenpaare stark hervortreten. Bei manchen Exemplaren (wie in Fig. 1) war die Haut in feine metamerenartige Ringfalten gelegt. Sie sind am Körperumriß als kleinere Wellen sichtbar. Ihre Gruppierung läßt auch die Lage einzelner Drüsen erkennen, nämlich eine Anzahl dieser kleineren Wellen macht erst am Körperumriß eine größere Welle aus, welche den Bereich einer Drüse andeutet. Am deutlichsten waren diese kleinen Falten beim Exemplar β vorhanden, aber auch bei anderen konnte man sie mehr oder weniger deutlich sehen (s. Fig. 2). In Fig. 1 sind die Drüsen absichtlich nicht eingezeichnet worden, um die Falten deutlicher zu machen. In Fig. 2 schimmert der Darm dunkler durch. Nur bei einem Exemplar (α) konnte ich keine Spur dieser kleinen Falten entdecken. Bei diesem Exemplar (Fig. 3) sieht man bei Profilansicht, daß der Körper in schwachem Bogen verläuft. Bei anderen Exemplaren mit vorhandenen Falten war der Körper in Profilansicht etwas mehr gekrümmt. Die Falten entstehen wahrscheinlich unter der Wirkung der Konservierungsflüssigkeit, doch ist nicht mit Sicherheit zu ermitteln, welcher Zustand dem natürlichen mehr entspricht.

Die Färbung war wahrscheinlich intensiv rot. Das Chitin ist farblos und ihre Färbung verdankt diese Art dem Darm und der Matrix der Haut.

Haut. Merkwürdigerweise zeigt die Haut keine Verhärtungen. Das Chitin ist ziemlich dünn und weich — wie ich mich beim Präparieren und an Schnitten überzeugen konnte — und mit Leisten bedeckt, welche ein unregelmäßiges Netz bilden (Fig. 4). Ein ähnliches Leistennetz ist auch an den Beinen und den Tastern zu finden, dort ist es aber weniger deutlich und die Maschen sind kleiner. Rings um die Drüsenmündungen gestaltet sich die Kutikularskulptur etwas anders. Solcher Drüsenhöfe zählte ich auf dem Rücken 7, an den Seiten 4 und auf der Bauchseite 4 Paar, also zusammen 15 Paar. Dicht bei jeder Drüsenmündung ist ein langes

feines Härchen inseriert. Manche Drüsenmündungen, besonders die des großen Drüsenpaares zwischen den zweiten und dritten Epimeren lagen etwas in die Körperwand vertieft, am Grunde einer trichterförmigen Aushöhlung. Wahrscheinlich haben wir auch hier mit einer Schrumpfung durch Konservierung zu tun.

Augen. Bei 7 Exemplaren wurde ein durchschnittlicher Augenabstand = 0·17 mm festgestellt (s. oben angeführte Tabelle, S. 464). Das Pigment war schwarz. Ein unpaares Mittelauge wurde nicht gefunden.

Maxillarorgan rüsselartig, bei einem Exemplar (ε) zirka 0·1 mm lang. Seine Gestalt ist in Fig. 3, 5 u. 6 sichtbar. In Fig. 6 sieht man auch teilweise die Mandibeln, welche aus der Mandibularrinne etwas heraustreten.

Taster (Fig. 5). Für die einzelnen Tasterglieder fand ich bei einem Exemplar (ε) folgende Längen, auf der Streckseite gemessen: Glied I = 0·016, II = 0·041, III = 0·032. IV = 0·062, V = 0·019 mm. Sie ergeben eine Totallänge von 0·151 mm; dabei wurde das fünfte Glied nicht mit in Rechnung gezogen, weil sein Ende in gestrecktem Zustande augenscheinlich mit dem des vierten zusammenfällt. Die Taster sind also gegenüber der Körperlänge als auffallend kurz zu bezeichnen. Sie weisen eine überaus spärliche Beborstung auf (s. Fig.). Das längste vierte Glied verlängert sich klauenartig über dem fünften, welches ihm scherenartig eingelenkt ist. Für das fünfte Glied gilt die oben angegebene Länge samt dem Basalteile, welchem die beiden Klauen entspringen. Höchst wahrscheinlich sind die letzteren gegeneinander nicht beweglich.

Die Epimeren (Fig. 6) sind sehr klein, in vier Gruppen verteilt und nur mit vereinzelten Härchen versehen. Die vierte Epimere schien mir gegen innen von keiner Chitinleiste abgegrenzt zu sein. Alle Epimerenpaare liegen in dem vorderen Körperdrittel, die hinteren sind ziemlich weit von den vorderen abgerückt.

Beine. Über die Längenverhältnisse der Beine geben Aufschluß Fig. 1 u. 6. Alle Beine stehen weit hinter der Körperlänge zurück. Die zwei vorderen Paare sind stärker als die hinteren, ihre mittleren Glieder sind dick, wie angeschwollen. Alle Beine sind sehr spärlich mit kleinen Borsten und feinen Härchen besetzt, besonders gilt dies für das letzte dünnste und längste Paar. Die Fußkrallen sind auch sehr merkwürdig ausgebildet (Fig. 7): sie sind

sichelförmig, einzinkig, ohne membranartige Erweiterung an der Basalhälfte, verdünnen sich allmählich und laufen in eine scharfe Spitze aus. In Fig. 6 sind die Borsten und Härchen an den Beinen nicht eingezeichnet.

Das Genitalfeld ist geräumig, mit 4 kolbenartigen, gestielten Genitalnäpfen versehen und liegt hinter den letzten Epimeren. Die Insertionsstellen der Genitalnäpfe bilden die Ecken einer gleichseitigen Trapezfigur. Die des vorderen Paares, einander näher gerückt, stehen fast senkrecht zur Bauchoberfläche, die hinteren dagegen bilden mit ihr einen stumpfen Winkel. Eine Geschlechtsspalte konnte ich nicht entdecken und aus diesem Grunde, wie auch wegen der Zahl der Genitalnäpfe muß diese Form als eine Nymphe bezeichnet werden.

Larve. Ein Exemplar war zirka 0·38 mm lang und 0·22 mm breit. Die größte Breite wurde in der Gegend der letzten Epimeren gemessen. Somit gehört diese Larve zu den größten bekannten Hydrachnidenlarven und wird wahrscheinlich in dieser Hinsicht nur von den *Hydrachna*-Larven übertroffen. Der Körperumriß ist schmal eiförmig, vorn breiter. Wie man noch an Spuren erkennen konnte, war die Körperfarbe rot. Die Haut ist, besonders auf der Rückenfläche, mit einer Anzahl ziemlich langer Härchen besetzt. Das Maxillarorgan — mit einem längeren Rüssel als bei der Nymphe ausgestattet — ist zirka 0·07 mm lang. Die letzten Glieder der Taster sind ähnlich ausgebildet wie bei der Nymphe, das vierte Tasterglied mit mehreren Härchen versehen. Die Epimeren sind klein und auf die vordere Bauchflächenhälfte beschränkt. Die dritten Epimeren sind von den vorderen abgerückt und reichen beinahe bis an die Mittellinie. Die Beine, welche zirka $^3/_4$ der Körperlänge erreichen (das letzte Paar am längsten), sind reichlich mit langen, deutlich gefiederten Borsten besetzt, besonders an den letzten keulenförmigen Gliedern. Die sichelförmigen, einzinkigen, leicht bogenförmig gekrümmten Fußkrallen an jedem Fuß in Dreizahl vorhanden, von ungleicher Größe und Stärke. Die zwei kleineren, fast haardünnen Krallen erreichen nur zirka $^2/_3$ Länge der 3—4-mal stärkeren, wahrscheinlich zwischen ihnen gelegenen Hauptkralle.

Ich besitze auch 3 verpuppte Larven.

Fundorte. Es wurden erbeutet: Im Bache im Tal „Za Bramką“ am 25. VI. 1911 zwei Nymphen und zwei Larven, im Strążyski-Bache am 4. VII. 1911 zwei Nymphen und eine Puppe,

ebenda am 25. VII. 1911 zwei Nymphen, im Wasserfall des Biały Dunajec am 7. VII. 1911 zwei Puppen, in der „Kirowa Woda“ im Kościeliskatal am 7. VIII. 1911 eine Nymphe. Alle aufgezählten Orte liegen unweit von Zakopane in der Galizischen Tatra.

Sowohl die Nymphe wie auch die Larve erscheinen so sehr interessant und eigentümlich, daß ihre eingehendere Untersuchung ganz besonders erforderlich wäre. Ein Exemplar habe ich am Mikrotom geschnitten, um Näheres über den inneren Bau zu erfahren, leider aber war das Exemplar mangelhaft konserviert und für histologische Zwecke unbrauchbar.

Bei dieser Gelegenheit sei noch bemerkt, daß es mir gelungen ist, durch Zucht die Larve von *Feltria rubra* Piersig zu gewinnen. Ich werde darauf in einer späteren Arbeit zurückkommen. Hier sei nur erwähnt, daß ich mich schon nach einem oberflächlichen Vergleich mit der von mir früher beschriebenen *Feltria*-Larve („Beitrag zur Kenntnis der Hydrachnidengattung *Feltria*“, in den Verh. der Akad. d. Wiss. in Krakau 1910) von der Richtigkeit der Gattungsbestimmung der letzteren überzeugen konnte. Diese Larven stimmen miteinander in dem Grade überein, daß sie aller Wahrscheinlichkeit nach einer Art angehören.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Lemberg unter der Leitung des Prof. Dr. J. Nusbaum ausgeführt.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1. *Wandesia Thori* Schech., Nymphe, Exemplar β, von der Rückenseite (S. 3, Ok. 1 Leitz).

Fig. 2. *Wandesia Thori*, Exempl. ε, von der Rückenseite (S. 3, Ok. 1 Leitz).

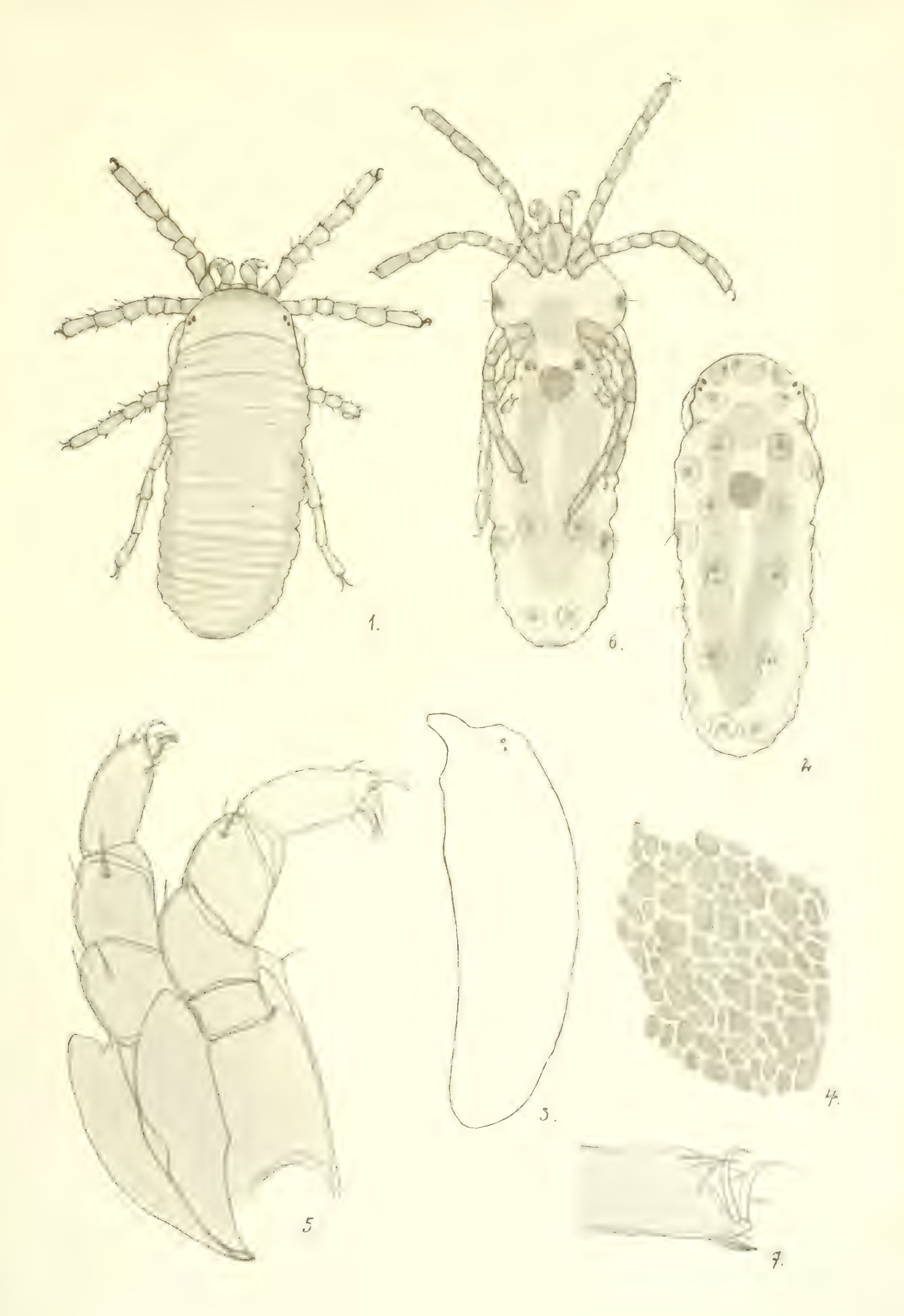
Fig. 3. *Wandesia Thori*, Exempl. α, in Seitenansicht (S. 3, Ok. 0 Leitz).

Fig. 4. *Wandesia Thori*, Exempl. ζ, Leistennetz auf der Oberfläche der Kutikula in der hinteren Körperregion (S. 8 a + Reichert, Ok. 4 Zeiss).

Fig. 5. *Wandesia Thori*, Exempl. ε, Maxillarorgan mit Tastern, von der Seite (S. 6, Ok. 2 Leitz).

Fig. 6. *Wandesia Thori*, Exempl. ε, von der Bauchseite (S. 3, Ok. 1 Leitz).

Fig. 7. *Wandesia Thori*, Krallen des zweiten Fußes (S. 5 Reichert, Ok. 4 Zeiss).



E. Schechtel.

Prądy elektryczne w mięśniach czynnych, ich charakter i źródło. — Elektrische Ströme in tätigen Muskeln, deren Charakter und Eigenschaften.

Mémoire

de M. ***N. CYBULSKI*** m. t.,

présenté dans la séance du 1 Avril 1912.

(Planches XVIII—XXII).

Ich habe in meiner vorigen Abhandlung [1]) den Beweis erbracht, daß die Hermann'sche Alterationstheorie den Tatsachen nicht entspricht, und darauf hingewiesen, daß, wenn diese Theorie richtig wäre, der von dem Querschnitt und der Muskeloberfläche abgeleitete Strom die entgegengesetzte Richtung haben müßte. Ich habe daneben eine Reihe von Tatsachen angeführt, die dafür sprechen, daß die Muskelfasern auf Grund ihrer Struktur eine Analogie bieten einerseits mit einer Batterie zahlreicher Flüssigkeitsketten in einer Verbindung, die ich als asymmetrisch bezeichnete, andererseits mit der künstlichen Faser, deren Hülle die Beweglichkeit der negativen Ionen hemmt und dadurch einen Überschuß derselben im Innern der Faser, der positiven Ionen dagegen auf der Oberfläche herbeiführt. Diese beiden Faktoren bewirken, daß wir bei der Ableitung von zwei, auf der Oberfläche eines unverletzten Muskels gelegenen Punkten einen aufsteigenden Strom, dagegen bei der Ableitung von dem Querschnitt und der Oberfläche im unteren Teile des Muskels eine Summe von zwei Strömen, im oberen — deren Differenz erhalten. In allen diesen Fällen hängt die Größe der elektromotorischen Kraft von der Intensität der Lebensprozesse,

[1]) Prądy elektryczne w mięśniach nieuszkodzonych i uszkodzonych oraz ich źródło. Rozprawy Wydz. mat.-przyrod. Akad. Umiej. w Krakowie. T. 11., Ogól. zb. 51, Ser. B. und: Les courants électr. dans les muscles etc. Arch. internat. de physiologie, 28 mars 1912. Vol. XI, Fasc. IV.

die sich im Muskel im gegebenen Zeitmoment abspielen, ab. Mit der Abschwächung dieser Lebensprozesse nimmt gleichzeitig die elektromotorische Kraft ab, um im Augenblicke des Todes auf 0 herabzusinken.

Diese neue Anschauung über die Quelle der elektromotorischen Kraft im Muskel erfordert eine Untersuchung von neuem Standpunkte aus über Veränderungen der elektromotorischen Kraft, die während der Muskeltätigkeit stattfinden.

Ich übergehe die Untersuchungen von Matteucci[1]) und Du Boi-Reymond[2]) und die von ihnen entdeckten Erscheinungen der negativen Schwankung, als eine allgemein bekannte Tatsache, und mache auf die Versuche von Helmholz[3]) aufmerksam, der gezeigt hat, daß der sekundäre Tetanus früher auftritt, als es zu erwarten wäre, wenn man die Zuckungsdauer des ersten Muskels berücksichtigt. Daraus hat Helmholz gefolgert, daß eine elektrische Änderung schon in dem Stadium der latenten Erregung auftritt, folglich etwas Besonderes und von mechanischer Zusammenziehung Unabhängiges darstellt. Der sekundäre Tetanus wies mit Bestimmtheit darauf hin, daß die elektrische Änderung während der negativen Schwankung keine kontinuierliche ist, sondern der Reizungszahl des ersten Muskels entsprechende Unterbrechungen darstellt. Zur experimentellen Feststellung dieses Schlusses sollte das Bernstein'sche Differentialrheotom[4]) dienen, das durch einige Jahre vom Autor selbst, von Hermann und dessen Schülern in mannigfachen Modifikationen angewendet wurde. Auf diesen Experimenten ist die Theorie der Aktionsströme aufgebaut; sie lautet in Hermann'scher Formulierung, wie folgt: Jede tätige Stelle ist im Vergleiche mit der untätigen elektronegativ.

Auf dieser Grundlage hat Hermann auch seine allgemein bekannte Theorie der Phasenströme und der negativen elektrischen Welle aufgebaut. Diese Welle soll sich nach Hermann von der gereizten Stelle längs der Muskel- resp. Nervenfaser fortpflanzen und auf diese Weise die Entstehung der beiden Phasen bedingen. Jedoch in sämtlichen Arbeiten, die im Laufe von mehreren Jahren

[1]) Essais sur les phénomènes électriques des animaux. Paris 1840, S. 81—82.

[2]) Untersuchungen über tierische Elektrizität, B. 2, S. 25 ff.

[3]) Monatsberichte der Berliner Akad., 1854, S. 329.

[4]) Untersuchungen über den Erregungsvorgang in Nerven und Muskeln. Heidelberg, 1881.

über diesen Gegenstand publiziert wurden, findet man keine Erklärung, ja keine Andeutung, wie sich die Verfasser diese Elektronegativität und Elektropositivität, insbesondere aber die elektrische Welle vorstellen. Es ist bemerkenswert, daß alles das, was gegen die Hermann'sche Theorie spricht, immer gänzlich verschwiegen wurde. Hermann selbst fand bei Ableitung des Stromes vom *M. sartorius* mit einer Fadenschlinge und bei Reizung des Muskels an einem Ende, daß die elektromotorische Kraft „annähernd dem gegenseitigen Abstande der Fäden proportional und sonst ganz unabhängig von deren Lage“ [1]) ist. Es ergab sich also vor allem aus diesen Versuchen, daß an jedem vom Tätigkeitszustande ergriffenen Punkte eine elektromotorische Kraft entsteht, die einen Strom in der gleichen Richtung hervorruft. Es leuchtet ein, daß die von verschiedenen Punkten ausgehenden Ströme, ähnlich wie bei der Verbindung zahlreicher Ketten, sich summieren können, ferner daß die Stromrichtung in allen Punkten dieselbe ist und infolgedessen ein solcher Strom bei der Ableitung unter keinen Umständen die zweite Phase ergeben kann.

Dann wurde von zahlreichen Forschern nachgewiesen, daß bei der Ableitung des Stromes von der Mitte des Muskels und von der Sehne, bezw. von den beiden Sehnen ebenfalls Zweiphasenströme erhalten werden, was gänzlich die Richtigkeit der Hermann'schen Theorie in Frage stellt. Denn nach dieser Theorie sollten die an die Sehnen angelegten Elektroden keine elektrische Änderung aufweisen.

Bei Anwendung der rheo-tachygraphischen Methode erhielt Mathias, ein Schüler Hermann's, unter gleichen Bedingungen auch zweiphasige Kurven; doch konnte weder er selbst, noch Hermann in dieser Tatsache einen Widerspruch mit dessen Theorie erblicken. Da dieselbe Tatsache in letzter Zeit von mehreren Forschern beobachtet wurde, ferner da es sich herausgestellt hat, daß bei der Ableitung des Stromes vom *M. gastrocnemius* und der Sehne, ja sogar von beiden Sehnen die Ströme gleichfalls zweiphasig werden, kann diese Zweiphasigkeit, besonders im letzten Falle auf keine Weise mit der Hermann'schen Theorie in Einklang gebracht werden.

Daß die Hermann'sche Theorie ungeachtet dieser in krasser

[1]) Handbuch der Physiologie, 1. B., 1. T., S. 215.

Weise widersprechenden Tatsachen bis auf die letzten Tage sich zu erhalten vermochte, läßt sich meiner Meinung nach durch zwei Umstände erklären. Erstens wurde kein Zweifel über die Ergebnisse der mit Hilfe des Differentialrheotoms durchgeführten Versuche laut; zweitens führte man zur Erklärung der elektrischen Erscheinungen in lebenden Geweben einen falschen, von der elektrostatischen Auffassung hergenommenen Begriff ein; ich denke hier an die Elektronegativität und Elektropositivität gewisser Stellen. In der von mir gleichzeitig mit der vorliegenden, in polnischer Sprache veröffentlichten Abhandlung habe ich eine Reihe von Beweisen dafür geliefert, daß das Rheotom ein Apparat ist, dessen Beschaffenheit vor Einführung in die physiologische Praxis weder von Bernstein noch von Hermann untersucht wurde. Dieser Apparat eignet sich überhaupt für genaue Versuche nicht, da in demselben, wie es schon Henry Head[1]) und Samways[2]) gezeigt haben, alles veränderlich ist: die Anzahl der Umdrehungen, die Kraft und die Zeit der Kontakt-Berührung, deren Temperatur u. s. w.; wir haben, mit einem Worte, eine ganze Reihe von Bedingungen, die den aus beliebiger Quelle durch das Rheotom geleiteten konstanten Strom als einen variablen darstellen müssen, und das hängt schon von dem Prinzip dieses Apparates ab, daß jeder konstante, durch das Rheotom geschlossene Strom immer den Charakter eines allmählich auf- und absteigenden Stromes, kurz den Wellencharakter haben muß. Ferner wird infolge der kurzen Perioden der Stromschließung die Intensität des beobachteten Stromes durch das Rheotom vielfach vermindert. Schon der Umstand allein, daß der Apparat, dessen man sich bei Erforschung irgend einer Erscheinung bedient, deren Intensität herabdrückt und die Beobachtung erschwert, stellt den Wert eines solchen Apparates in Frage. Wenn wir dies alles berücksichtigen, müssen wir den mit einem solchen Apparate gewonnenen Resultaten jeden Wert absprechen.

Ich glaube, es wird sich doch heutzutage kaum jemand finden, der zweifeln würde, daß ungeachtet der Ursachen der E. m. K. des Muskels und ihrer Lokalisation, die durch diese Kraft hervorgerufene Potentialdifferenz sich im Muskel selbst mittels der Gewebe-

[1]) Pflüger's Archiv, B. 40.

[2]) Journal of physiol., Vol VI, Nr. 6.

elemente und der in und zwischen ihnen enthaltenen Elektrolyte ausgleicht. Jeder durch das Galvanometer angezeigte Strom ist nur eine Nebenschließung des den Muskel durchfließenden Stromes. Bei den Aktionsströmen muß sich selbstverständlich die Sache ebenso verhalten, und es kann eine andere Erklärung weder angenommen noch angegeben werden. Auch in diesem Falle kann, so wie bei Strömen in ruhenden Muskeln, der Strom nur insofern nachgewiesen werden, als die innere Stromschließung im Muskel einen ziemlich bedeutenden Widerstand bietet. Je kleiner dieser Widerstand wird, desto schwächer wird der abgeleitete Strom.

Der Vorgang, der sich leicht beobachten läßt und den Hermann selbst und andere Forscher beobachteten, ist folgender. Gleichzeitig mit dem Auftreten eines Erregungszustandes entsteht im Muskel ein Strom von bestimmter Richtung: nämlich in der ersten Periode von der Richtung der Fortpflanzung der Erregung. Es ist klar, daß ein Anlegen der Elektroden an den Muskel den Tatbestand nicht ändert. Der zum Galvanometer abgeleitete Strom, der im Muskel eine bestimmte Richtung hat, wird auch eine bestimmte Richtung in dieser Nebenschließung haben. Hat der Strom in der ersten Periode die Richtung des absteigenden Stromes, während der Erregungszustand sich unter der ersten Elektrode befindet, so ist es unbegreiflich, warum er eine andere Richtung haben soll, wenn die Erregung unter die zweite Elektrode übergeht.

Wir stimmen vollständig der Meinung Hermann's bei, daß nur davon gesprochen werden darf, was experimentell nachweisbar ist. Eben deshalb können wir sagen, daß zuerst nach der Muskelerregung ein Strom in derselben Richtung entsteht, in der sich die Erregung fortpflanzt, d. h. daß im Erregungsmomente im Muskel eine E. m. K. auftritt, die immer gleiche Stromerzeugung bedingt, unabhängig von den Anlegungspunkten der Elektroden, unter der Voraussetzung, daß sie sich im Ausbreitungsfelde der Erregung befinden, resp. mit ihm leitend verbunden sind. Wenn nach einer bestimmten Zeit ein neuer Strom entsteht, so bleibt nur ein einziger Schluß möglich, und zwar der, daß in dieser zweiten Periode eine neue E. m. K. entsteht, die den Strom unabhängig von Anlegungsstellen in entgegengesetzter Richtung hervorbringt. Demnach kann die Änderung der Stromrichtung nicht davon abhängig sein, daß der Erregungszustand von einer Stelle zur anderen vorgerückt ist, sondern davon, daß in der zweiten Periode ein neuer Vorgang,

eine neue E. m. K. auftritt, die den Strom von umgekehrter Richtung bedingt.

Dadurch, daß man die Begriffe der Elektronegativität der einen und der Elektropositivität der anderen Stellen eines gereizten Muskels einführte, statt das Vorhandensein eines Stromes in Betracht zu ziehen, dessen Abzweigungen das Galvanometer nachweist, wurde der freie Ausblick der Physiologen, speziell der Hermann'schen Anhänger so beengt, daß man mehrere Jahre hindurch dieses Problem absolut nicht in Erwägung zog und jene mystische Theorie ohne weiteres annahm, indem man sich ängstlich hütete, den Mechanismus dieser Vorgänge zu erklären.

Unter dem Vorwand, daß es tunlich sei, sich ausschließlich mit der Beschreibung der Erscheinungen zu begnügen, wurden die Begriffe der Elektronegativität und Elektropositivität der Gewebe eingeführt, und doch sind es vom physikalischen Standpunkte aus vollständig unverständliche Begriffe; kurz man verfuhr so, als wenn man dadurch das Begreifen noch mehr zu erschweren suchte. Dies bezeugt z. B. die Arbeit von Piper[1], der sich auf Seite 169, wie folgt, äußert: „Denn jede solche Welle (woher denn Welle?) ist Ursprungsort einer elektromotorischen Kraft, und zwar ist sie Sitz eines Potentiales, welches sich mit den Wellen durch die Fasern hinbewegt und dem Vorzeichen nach negativ ist“(?!). Ein gänzlich unbegreiflicher Ausdruck! aber auch dasjenige, was man davon begreifen kann, ist jedenfalls unrichtig. Es handelt sich nämlich um die Tatsache, daß im erregten Muskel ein Strom entsteht, der dieselbe Richtung hat, in welcher sich der Erregungszustand fortpflanzt. Wo findet sich aber hier eine Analogie mit der Welle? Dabei ist die Bemerkung, daß die Welle dem Vorzeichen nach negativ sei, vollkommen unrichtig, da sie angesichts der Stromrichtung eher positiv genannt werden sollte.

Da die Muskelkonsistenz eine halbflüssige ist und da der Muskel viel Flüssigkeit und ein gewisses Quantum gelöste Elektrolyte enthält, dürfen wir ganz bestimmt behaupten, daß hier keine elektrostatischen Veränderungen stattfinden können.

Die durch irgend eine chemische Reaktion gebildeten Verbindungen können von selbst keine Quelle der elektromotorischen Kraft bilden. Es ist ja bekannt, daß es bisher keinem Chemiker

[1] Pflüger's Archiv, B. 129, S. 145 und folgende, 1909.

gelungen ist, auch nur die geringsten Spuren der elektromotorischen Kraft aufzudecken, wenn man nur die Entstehungsbedingungen der Konzentrationsunterschiede gänzlich zu eliminieren vermochte.

In meiner vorigen Abhandlung habe ich nachzuweisen versucht, daß als einzige Quelle der elektromotorischen Kraft in lebendigen Geweben ausschließlich „unsymmetrische Flüssigkeitsketten" so wie auch die Veränderungen in der Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen in den Membranen und Scheidewänden der Muskelgewebe gelten können.

Wird beim Auftreten des Erregungszustandes in irgendeinem Teile der Faser mittels eines eingeschalteten Galvanometers ein Strom von bestimmter Richtung angezeigt, so beweist dies, daß

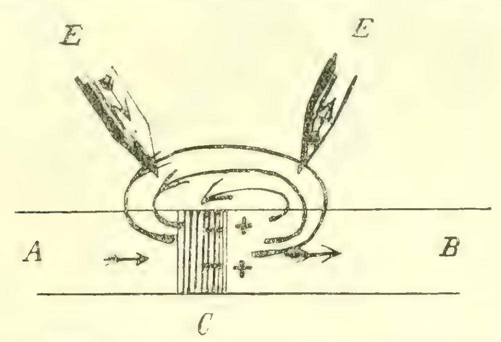


Fig. 1. A B die Muskelfaser. E E die stromableitenden Elektroden. C die Stelle des Erregungszustandes.

an dieser Stelle eine besondere Gruppierung der Ionen stattfinden muß, die eine Doppelschicht bildet. Diese Ionendoppelschicht wird nun, so wie in jedem Elemente, zur Stromquelle.

Die Richtung des im gegebenen Falle durch Diffusion im unteren Teile des Muskels erzeugten Stromes ist der Richtung des Ruhestromes entgegengesetzt.

Diese Richtung eben weist darauf hin, daß die E. m. K. an der Grenzfläche der erregten und der ruhenden Teile des Muskels entsteht, daß sich hier eine Doppelschicht von Ionen bildet und daß das positive Ion in der Richtung des unaktiven Muskelprotoplasmas diffundiert.

Wenn ein solcher Zustand stufenweise an immer neuer Stelle der Faser auftritt, erhalten wir in jeder Faser eine Reihe von Elementen, in denen der positive Pol auf der unerregten Seite der

Faser, der negative auf der erregten gelegen ist. (Siehe Textfig. 1). Wenn man irgend eine Stelle in der Mitte des Muskels reizt, wird sich der Erregungszustand nach beiden Richtungen hin ausbreiten. Dann entstehen zwei einander entgegengesetzte Ströme, wie wir es in den vom Nerven aus gereizten Muskeln beobachten können (Hermann, Hoffmann, Piper).

Wenn wir im späteren Stadium des Tätigkeitszustandes Veränderungen in der Stromrichtung auftreten sehen, so weist dies

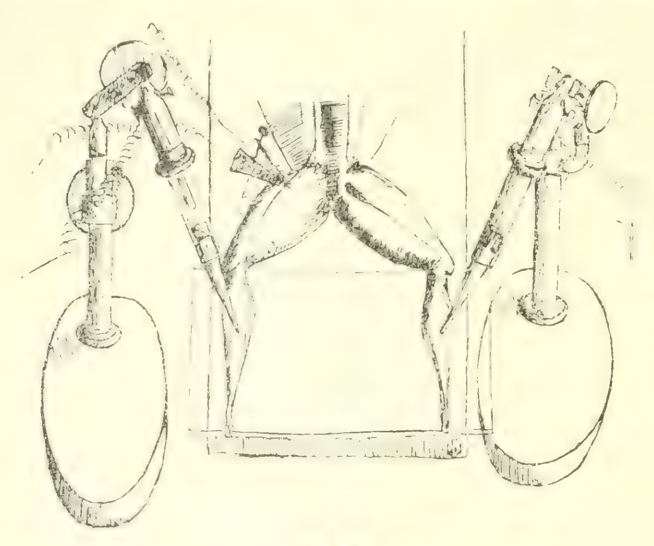


Fig. 2.

darauf hin, daß in der ganzen Faser eine gründliche Änderung erfolgt ist, daß trotz des Anhaltens des Tätigkeitszustandes (der mechanischen Veränderung) ein vom chemischen Standpunkte aus umgekehrter Prozeß entsteht, welcher mit dem im Ruhestande sich abspielenden Prozesse analog ist, daß neue Verbindungen gebildet werden, in denen das negative Ion schneller diffundiert.

Die folgenden Tatsachen liefern uns den Beweis dafür, daß die während des Erregungszustandes von Bernstein und Hermann beobachteten zwei Phasen einen Ausdruck zweier gänzlich verschiedener Ströme und nicht irgendeiner elektrostatischen Veränderung bilden:

1) Sämtliche Forscher ohne Ausnahme haben, wie ich es bereits oben gezeigt habe, einen zweiphasigen Strom auch dann beobach-

tet, wenn die eine Elektrode an den Muskel, die andere an die Sehne angesetzt wurde.

2) Die Zweiphasenströme wurden auch dann beobachtet, wenn die Elektroden an die beiden Sehnen angelegt wurden.

3) Dasselbe geschieht, wenn man eine Elektrode an die Muskeloberfläche, die andere an den Querschnitt anlegt.

4) Doch ist am meisten überzeugend der Umstand, daß man auch dann den Zweiphasenstrom erhält, wenn man die Elektroden an zwei symmetrische, natürlich mit dem ganzen Organismus verbundene Muskeln, z. B. an zwei *Gastrocnemii*, anlegt. In diesem Falle ruft die Nervenreizung eines Muskels bei der Anlegung der Elektroden an den tätigen Muskel unter dem Äquator anfangs einen aufsteigenden, dann einen absteigenden Strom hervor (siehe Fig. 2).

Wenn die Stromänderung an der tätigen Stelle durch jene Hermann'sche hypothetische Elektronegativität hervorgerufen würde, wäre die Entstehung der zweiten Phase in allen angeführten Fällen unmöglich.

Bei meinen Versuchen über Aktionsströme in Muskeln habe ich mich des Galvanometers von Einthoven bedient. Zwar sollte ich meine Resultate mit den mittels des Galvanometers und Elektrometers erhaltenen vergleichen, jedoch angesichts des oben über Anwendung des Galvanometers und über Verbindung mit dem Differentialrheotom Gesagten erscheint ein solcher Vergleich überflüssig, und zwar schon aus dem Grunde, da die mehrfach mit Anwendung des Lippmann'schen Elektrometers durchgeführten Versuche ergeben haben, daß die mit diesem Instrumente ermittelten Kurven den Veränderungen der elektromotorischen Kraft nicht entsprechen und daß man sie rekonstruieren muß, um ihren Wert richtig abzuschätzen. Der letzte Umstand ist von besonderer Bedeutung, weil alle zur Rekonstruktion gebräuchlichen Methoden von Bursch[1]), Garten[2]) und Einthoven[3]) sich nicht immer und nicht auf jeden Apparat anwenden lassen, was übrigens schon Hermann hervorgehoben hat.

[1]) Proceed. of the Royal Soc. of London, Bd. 48, 1890, S. 89. J. 1890.

[2]) Pflüg. Archiv, B. 89, S. 613.

[3]) Pflüg. Arch., Bd. 56, S. 528.

Bei der ersten Nachricht über den Einthoven'schen Galvanometer glaubte man anfangs in demselben für die Physiologie einen idealen Apparat zur Untersuchung der elektrischen Erscheinungen in den Geweben gefunden zu haben.

Der Erfinder empfiehlt sein Instrument in folgenden Worten: „Die Bewegung der Quarzsaite ist, wie man an den Normalkurven sehen kann, aperiodisch und sehr schnell, so daß das galvanometrisch registrierte Elektrokardiogramm ziemlich genau den Ausdruck der Potentialschwankungen darstellt".

Die Einführung dieses Instrumentes in die physiologische Praxis bedeutet tatsächlich einen großen Fortschritt; die Kurve des Fadens auf den Photogrammen kann bei den langsamen Stromänderungen die vorkommenden Potentialdifferenzen getreu wiedergeben. Die Empfindlichkeit des Galvanometers ist genügend, sie kann sogar sehr groß werden. Das Galvanometer von Einthoven ist dabei ein viel genauerer und präziserer Apparat, als alle übrigen, besonders als die Elektrometer und Galvanometer in Verbindung mit der rheotomischen Methode. Alle diese Vorteile jedoch kommen nur bei langsamen elektrischen Veränderungen zur Geltung; wenn aber diese Veränderungen plötzlich eintreten, weisen die Fadenablenkungen auch in diesem Apparate gewisse Ungenauigkeiten auf, die von der Reibung, dem Luftwiderstand und dem elektromagnetischen Felde abhängig sind.

Infolgedessen zeigen die Fadenbewegungen eine gewisse Verspätung. Trotz der von Einthoven[1]) und Hertz[2]) an diesem Apparate angestellten Versuche und Analysen besitzen wir bisher keine Methode, die entweder eine Rekonstruktion der Kurven leicht durchführen ließe, oder die Formel angäbe, welche uns eine genaue Schätzung der elektrischen Veränderungen auf Grund der Photogramme gestatten würde. Einthoven gibt zwar eine Methode zur Berechnung der Entfernung jedes Punktes vom Nullpunkte an, nachdem die Schließungskurve analysiert worden ist, jedoch, auch von ihrer zweifelhaften Genauigkeit abgesehen, bietet ihre Anwendung in der Praxis solche Schwierigkeiten, daß ich an deren Möglichkeit zweifle.

Um eine Orientierung in den Werten der Elektrophotogramme zu gewinnen, hielt ich mich in meinen Versuchen hauptsächlich

[1]) Pflüger's Arch., B. 99, S. 478.

[2]) Zur Theorie des Saitengalvanometers. Leipzig 1909.

an einfache Empirie. Zu diesem Zwecke nahm ich mehrere Kurven eines konstanten Stromes auf. Ich war dabei bemüht, erstens die gleiche Ablenkung des Fadens bei verschiedenen Spannungen eines und desselben sowie auch bei verschiedenen Strömen zu erhalten; zweitens untersuchte ich die bei gleicher Spannung und gleichem Strome, jedoch bei verschiedener Einwirkungsdauer des letzteren auf den Faden ermittelten Kurven; drittens änderte ich bei gleicher Einwirkungszeit und bestimmter Spannung des Fadens die Intensität des Stromes; viertens wurde die Fadenspannung bei gleichbleibendem Strome geändert; endlich, fünftens, änderte ich die Stromrichtung bei gleichbleibender Stromstärke und Fadenspannung. Diese Versuche haben erwiesen, was schon teilweise aus den Einthoven'schen Versuchen bekannt war, daß nach dem Schließen eines konstanten Stromes der Faden momentan vom Nullpunkte nach der einen resp. der anderen Seite je nach der Stromrichtung abgelenkt wird. Diese Ablenkung trat so rasch ein, daß es mir bisher nicht gelang, die Verspätung mit Hilfe eines elektrischen Signals zu ermitteln. Auf photogrammetrischen Aufnahmen wiesen bei großer Geschwindigkeit der Platte Signal von Dépretz und Signal von Petzold eine Verspätung gegen die Fadenablenkung auf. Diese Ablenkung entfernt sich von der Lotrichtung um so weniger, je stärkeren Strom man bei gegebener Spannung anwendet, resp. je gespannter bei gleichem Strome der Faden ist. Je stärker die Fadenspannung, desto rascher erfolgt auch dessen Einstellung und umso rascher schwingt er nach dem Nullpunkte zurück; jedoch bei stark gespanntem Faden kehrt er nicht nur zum Nullpunkt zurück, sondern geht mehr oder weniger über die Nulllinie hinaus und schwingt erst nach einer entsprechenden Ablenkung in entgegengesetzter Richtung wieder nach der Nullstellung zurück. Daher ergibt das Schließen eines konstanten Stromes für die der Einstellungsdauer gleiche Zeit bei großer Fadenspannung (und somit bei kleiner Empfindlichkeit) eine zweiphasige Kurve.

Da die Forscher, die bisher Muskel- bezw. Nervenströme mit Saitengalvanometern untersuchten, meistenteils Fäden von großer Spannung benützten, so trat infolgedessen an ihren Photogrammen (Samojloff, Piper) die zweite Phase des Muskelstromes eigentlich nicht auf; sie wird gänzlich durch die infolge der Elastizität auftretende Eigenschwingung des Fadens nach dem Ablaufen der ersten Phase deformiert.

Übrigens ergibt die Ablenkung des Fadens durch den konstanten Strom, unabhängig von der Fadenspannung und Stromstärke, statt einer senkrechten und unter dem rechten Winkel gebrochenen Linie eine je nach der Spannung mehr oder weniger der Lotrechten sich nähernde Kurve, die das Maximum der Ablenkung nur nach Ablauf einer bestimmten Zeit erreicht. Ist die Schließungsdauer des Stromes kürzer als die bei gegebener Spannung des Fadens entsprechende Einstellungsdauer, so wird selbstverständlich dieses Maximum nicht erreicht, vielmehr wird die Ablenkung desto kleiner, je kürzer der Strom dauert. Infolgedessen kann ein starker, aber kurz dauernder Strom bei empfindlicherer Einrichtung des Galvanometers eine kleinere Ablenkung zeigen, als die bei einem minder empfindlichen, aber stärker gespannten Faden mit kürzerer Einstellungsdauer.

Daraus folgt, daß auch das Saitengalvanometer uns keinen Anhaltspunkt zur Beurteilung bietet, ob wir bei der Ableitung des Stromes von irgend einer Quelle während der ganzen Einwirkungszeit einen Strom von derselben Spannung vor uns haben, oder einen allmählich anwachsenden; ferner ergibt sich daraus, daß wir bei Anwendung verschiedenartiger (d. i. rasch oder langsam anwachsender) Ströme Fäden von hoher Spannung, insbesondere im Falle der Änderung der Stromrichtung nicht benützen dürfen, da in diesem Falle die Elastizität des Fadens mitwirkt.

Dies gilt eben für Versuche mit Muskelströmen. Die erste Phase des Muskelstromes erreicht das Maximum sehr rasch; diese Phase kann tatsächlich leicht ermittelt werden. Aber in der Periode der zweiten, sich langsamer entwickelnden und allmählich verschwindenden Phase eignet sich für Versuche eine große Spannung des Fadens nicht mehr, weil der durch den Strom der ersten Phase plötzlich abgelenkte Faden die zweite Phase vermöge seiner Elastizität deformiert, ferner weil das Galvanometer bei dieser Spannung, selbst mit Okular, nicht genug empfindlich ist, um die in der zweiten Phase auftretenden Änderungen des Potentials nachzuweisen. Ich habe deshalb bei meinen Versuchen vorwiegend schwächere Spannungen des Fadens verwendet, namentlich solche, bei welchen derselbe nach Schließung bezw. Öffnung des Stromes vollständige Aperiodizität aufweist; die Empfindlichkeit des Galvanometers bei solcher Einstellung betrug gewöhnlich $1 . 10^{-8}$. Selbst-

verständlich bediente ich mich zwecks Vergleichung von Kurven von Zeit zu Zeit auch höherer Spannungen.

Indem ich die oben angegebene Empfindlichkeit anwendete, konnte ich die Stromstärke in der ersten Phase durch Vergleich mit dem konstanten Strom bestimmen, der, für die Dauerzeit der ersten Phase geschlossen, dieselbe Ablenkung aufwies. Solche, zwecks Orientierung in der Stromstärke der ersten Phase mehrmals wiederholte Versuche, haben ergeben, daß die elektromotorische Kraft je nach dem Muskelzustande und der Ableitungsart eine sehr bedeutende sein kann und manchmal von 75 bis 300 m. V. schwankte.

Ich sehe mich durch das über die Eigenschaften des Saitengalvanometers Gesagte zur folgenden Bemerkung veranlaßt. Wenn schon der Umstand allein, daß die Physiologen bisher keine festen Normen für ihre Versuche anzuführen vermochten, traurig genug ist, so müssen sie sich unbedingt für die Annahme solcher Normen bei Anwendung des Einthoven'schen Galvanometers entscheiden.

Unter gegenwärtigen Verhältnissen kann jeder Forscher, der bei seinen Untersuchungen über dieselbe elektrische Erscheinung das Galvanometer Einthoven's verwendet, sehr verschiedenartige Kurven erhalten, die sich auch der Kontrolle entziehen, wenn er es versäumt, nach irgend einer Norm bestimmte Versuchsbedingungen anzugeben. Als Beispiel kann die Arbeit „Über die Verspätung des zweiten Aktionsstromes" von Samojloff[1]), einem verdienstvollen Forscher auf dem Gebiete der Anwendung des Saitengalvanometers für Physiologie, dienen.

Der Autor spricht dort auf Seite 459 bei Beschreibung der Bedingungen seines Versuches über recht vieles, aber mit keinem Worte erwähnt er den Widerstand der Saite. mit der er arbeitete. „Die Spannung der Saite — schreibt er — war so bestimmt, daß 20 m. V. bei Einschaltung des Widerstandes der Elektroden und des Muskels 1 cm Ablenkung ergaben". Ich frage nun, wieso man diese Versuche wiederholen kann, wenn man den Widerstand des Fadens nicht kennt. Bei derselben Ablenkung und gleicher Potentialdifferenz wird doch die Spannung verschieden sein, wenn die Fäden verschiedene Widerstände haben. Dabei ist es auch unmöglich, den Widerstand der unpolarisierbaren Elektroden zu berech-

[1]) Pflüger's Archiv, B. 143, S. 453.

nen, zumal der Verfasser mit keinem Worte erwähnt, auf welche Weise er den Widerstand der Elektroden und Muskeln bestimmte. Die Kurve auf Tabelle V nach der Schließung des konstanten Stromes, die zeigen soll, wie rasch der Faden sich einstellt, beweist, daß das Galvanometer in hohem Grade unaperiodisch war; diese Unaperiodizität ersehen wir schon aus der Schließungskurve. Leider gibt der Verfasser die Stromöffnungskurve nicht an; an dieser Kurve nämlich wäre die Unaperiodizität noch deutlicher zum Ausdruck gekommen.

Ich glaube, daß man, um eine Verständigung zu erreichen und die Kurven vergleichen zu können, irgend eine Norm unbedingt annehmen muß; als solche kann die Empfindlichkeit des Galvanometers dienen, d. i. die Bestimmung, welcher Stromintensität 1 mm Ablenkung auf dem Photogramme entspricht, was übrigens schon in seinen ersten Arbeiten Einthoven angibt. Eben deshalb gelang es mir, in meinen Versuchen die Empfindlichkeit des Galvanometers genau zu bestimmen und immer zu kontrollieren. Denn, indem ich Fäden bei gleicher Empfindlichkeit verglich, fand ich immer, daß bei denselben Strömen die Kurven einander sehr ähnlich waren. Dies galt jedoch nur dann, wenn der Fadenwiderstand nicht sehr verschieden war. Ist der Widerstand des Gewebes, von dem abgeleitet wird, und derjenige der Elektroden annähernd konstant, so kann selbstverständlich die Methode Samojloff's, deren sich übrigens viele Forscher bedienen, zur Verwendung kommen; doch haben wir bei Fäden von verschiedenen Widerständen, wenn diese nicht angegeben werden, tatsächlich keine Ahnung von der Galvanometerempfindlichkeit. Jedenfalls ist für Untersuchungen über elektrische Erscheinungen in Muskeln das Galvanometer mit solcher Spannung zu benützen, bei der nach dem Schließen und Öffnen eines Stromes die Ablenkung nach beiden Seiten aperiodisch ist.

Ich habe meine Versuche mit Hilfe des großen Saitengalvanometers von Edelmann durchgeführt. Das ist einer der ersten Apparate, in dem die Fadenlänge 13·5 cm beträgt. Für die Elektromagnete verwendete ich den Strom von 6 großen Akkumulatoren, dessen Spannung 3·5 Amper betrug. Der Strom in den Elektromagneten wurde stets nur für kurze Zeit geschlossen. Um die Erwärmung auch während dieser Zeit zu vermeiden, wurden die Elektromagnete mit Wasser gekühlt. Zu Experimenten dieser Ka-

tegorie benützte ich vorwiegend kein Okular, infolgedessen betrug die Vergrößerung des Bildes der Ablenkung auf den photographischen Platten nur 170. Bei Anwendung des Okulars 2 von Zeiss konnte eine Vergrößerung von 600, ja bei Okular 3 sogar 900 erreicht werden. Die photographische Platte wurde in eine Kassette eingelegt, die sich in einem nach dem Modell Cremer's errichteten Fallapparat befand. Die Empfindlichkeit der photographischen Platten und die Kraft der mir zur Verfügung stehenden Lampe gestatteten mir keine bedeutenden Vergrößerungen zu verwenden, da bei der Fallgeschwindigkeit der Platte, die ich bei Untersuchungen über die Aktionsströme anwenden mußte, so schwach belichtete Bilder erhalten wurden, daß es unmöglich war, die Kurven genau zu untersuchen. Übrigens hatten die bei dieser Vergrößerung aufgetragenen, wenn auch bei gegebener Fadenspannung etwas kleineren Kurven doch den bedeutenden Vorzug der Klarheit der Bilder, so daß sich auch die kleinsten Ablenkungen von der Geraden feststellen ließen. Der auf Glas entstehende, äußerst feine, helle Schattenstreifen des Fadens gestattete eine verhältnismäßig viel genauere Abmessung der Kurven als die breiten Streifen an den Elektromyogrammen anderer Forscher, wie z. B. an denen von Judin. Die Empfindlichkeit des Galvanometers bestimmte ich durch Einführung eines Stromes von beliebiger Stärke vom Widerstandskasten, welcher das Weston'sche Element durch den Widerstand von 10000 Ohm schloß.

Da bei großem Widerstande der von mir benützten Fäden fast mit derselben Genauigkeit die Ableitung vom gewöhnlichen Rheochord, den ein Strom von bekannter Spannung durchfließt, wie bei der Kompensation, verwendet werden kann, verfuhr ich zwecks Kontrollierung der Empfindlichkeit vor jedem Experimente in folgender Weise:

Der Widerstand des Rheochords wurde genau bestimmt und eine solche, mittels des Federgalvanometers von Siemens gemessene Stromspannung gewählt, daß die Potentialdifferenz auf 1 cm^2 (des Rheochords) 1 m. V. betrug. Zur Ermittlung der Empfindlichkeit schaltete ich keinen anderen Nebenwiderstand ein als nur die zum Galvanometer führenden Drähte. Die Empfindlichkeit berechnete ich aus der Anzahl der vom Rheochord in das Galvanometer eingefügten Zentimeter und aus dem Fadenwiderstande.

Vor der Spalte des Fallrheotoms wurden 1) das Petzold'sche

Chronograph. das zur Aufzeichnung der Schließung resp. Öffnung des auf die primäre Spirale einwirkenden Stromes diente, so wie auch 2) ein 100 Schwingungen per Sekunde ausführender elektrischer Kamerton aufgestellt. Ferner wurde auch zwischen der Spalte und dem den Faden abbildenden Mikroskop das Garten'sche Rad, mit 100 Speichen versehen, von denen jede fünfte etwas dicker war, aufgestellt [1]). Die Bewegungen des Garten'schen Rades und die Schwingungen des Kamertons wurden auf jeder photographischen Platte deshalb aufgezeichnet, weil infolge der Veränderungen in der Spannung des städtischen Stromes, der die Bewegung der Platte im Fallrheotom hemmen und das Garten'sche Rad bewegen resp. hemmen sollte, die Bewegung der Platte niemals genau konstant war. Das machte die Bestimmung der Plattengeschwindigkeit bei jedem Experimente notwendig.

Bevor wir an die Experimente über die Aktionsströme der Muskeln herantreten, erlaube ich mir eine Reihe von Kurven, die ich mittels des konstanten Stromes (Schließen und Öffnen) unter den erwähnten Bedingungen ermittelt habe, vorzulegen. Es sind Kurven Nr. 1—20 der Tafel XVIII, die unter folgenden Bedingungen ermittelt wurden.

I. Der Einfluß der Fadenspannung auf den Charakter der Kurve bei Strömen, welche die gleiche Ablenkung hervorbringen.

Versuch 1.

A) Ein Platinfaden mit einem Widerstand von 12500 Ohm. Die Fadenspannung und die Empfindlichkeit des Galvanometers wurden geändert. Ein von dem Rheochord abgeleiteter Strom ergibt bei allen Spannungen eine Ablenkung von 20 mm.

Fadenspannung 1.

1 m. V. ergibt eine Ablenkung von 2 mm. Die Empfindlichkeit beträgt demnach 40.10^{-9}. Tafel XVIII, Fig. 1. Die definitive Fadeneinstellung erfolgt nach 0·019″.

Fadenspannung 2.

1 m. V. ergibt eine Ablenkung von 5 mm. Die Empfindlichkeit

[1]) In den letzten Experimenten wurde das Garten'sche Rad zwischen der Lampe und dem Galvanometer in einer solchen Entfernung vom Mikroskop aufgestellt, daß das Bild des Fadens dorthin fiel, wo sich der Faden des Galvanometers befand.

des Galvanometers beträgt demnach $16 . 10^{-9}$. Tafel XVIII, Fig. 2. Die definitive Fadeneinstellung erfolgt nach 0·036″.

Fadenspannung 3.

1 m. V. gibt eine Ablenkung von 10 mm. Empfindlichkeit des Galvanometers —$8 . 10^{-9}$. Tafel XVIII, Fig. 3. Fadeneinstellung nach 0·088″.

B) Ein Quarzfaden, dessen Widerstand=8900 Ohm beträgt.

Fadenspannung 1.

1 m. V. —2 mm. Empfindlichkeit $56 . 10^{-9}$. Eine konstante Ablenkung unter der Einwirkung des Stromes vom Rheochord —30 mm. Taf. XVIII, Fig. 4. Definitive Fadeneinstellung nach 0·015″.

Fadenspannung 2.

1 m. V. — 5 mm. Empfindlichkeit des Galvanometers $22 . 10^{-9}$. Tafel XVIII, Fig. 5. Definitive Einstellung nach 0·045″.

Aus nebenstehenden Stromschließungskurven sehen wir, daß ihr Charakter geändert wird: einerseits in der Abhängigkeit vom Faden, anderseits von der Spannung desselben, d. i. von der Empfindlichkeit des Galvanometers. Je größer die Fadenspannung, d. i. je kleiner die Empfindlichkeit wird, um so mehr nähert sich die Kurve der Lotrechten nach dem Schließen eines konstanten Stromes.

II. Der Charakter der Fadenablenkung von derselben Spannung bei verschiedener Stromstärke.

Versuch 2.

Ein Quarzfaden, der Widerstand 8900. Empfindlichkeit des Galvanometers $56 . 10^{-9}$:

Ablenkung bei 2·5 m. V. Fig. 6, Tafel XVIII.
" " 7·5 " " " 7, " "
" " 15·0 " " " 4, " "

Empfindlichkeit des Galvanometers 48.10^{-9}:

Ablenkung bei 1—1 m. V. Fig. 8, Tafel XVIII.
" " 2—3 " "
" " 3—6 " "

Die angegebenen Kurven zeigen folgendes: je größer die Stromstärke, um so größer ist ungeachtet der Fadenspannung nicht nur die Ablenkung, sondern es wird auch die Kurve um so mehr der Vertikallinie genähert.

Wenn wir die Einstellungsdauer des Fadens bei bestimmter

Empfindlichkeit, aber bei verschiedener Stromstärke an den Kurven bestimmen, dann finden wir, daß diese Dauer fast bei allen Stromintensitäten nur unbedeutend variiert.

III. Die Abhängigkeit der Fadenablenkung von der Einwirkungsdauer desselben Stromes.

Versuch 3.

A) Platinfaden, Widerstand 12500 Ohm. Einstellung 1 m. V. = 2 mm Ablenkung. Empfindlichkeit $40 . 10^{-9}$.

Der Strom ergibt bei Dauerschließung — 30 mm Ablenkung. Die definitive Fadeneinstellung erfolgt nach 0·020″.

Kurve Nr. 9, Tafel XVIII, Schließungsdauer 0·003″.

Fig. Nr. 10, Tafel XVIII. Die Schließungszeit — 0·005″.
„ „ 11. „ „ „ „ — 0·007″.
„ „ 12, „ „ „ „ — 0·011″.

B) Derselbe Faden.

Einstellung: 1 m. V. = 5 mm Ablenkung. Empfindlichkeit $16 . 10^{-9}$.

Der Strom bewirkt bei Dauerschließung ebenfalls eine 30 mm-Ablenkung. Definitive Einstellung nach 0·036″.

Kurve Nr. 13, Tafel XVIII. Die Schließungszeit 0·005″.
Fig. „ 14, „ „ „ „ 0·007″.
„ „ 15, „ „ „ „ 0·009″.
„ „ 16, „ „ „ „ 0·011″.

Die beigelegten Kurven sind in hohem Grade lehrreich. Wir sehen: wenn die Schließungszeit des Stromes kürzer ist als die Einstellungsdauer des Fadens bei gegebener Spannung, so erreicht selbstverständlich die Fadenablenkung ihr Maximum nicht; daher wird, je kürzer die Schließungszeit ist, auch die Ablenkung um so kleiner. An der Kurve 9 beträgt die Ablenkung nur 13mm, an der Kurve 10 schon 20 mm, an der Kurve 11 erreicht sie 25 mm und an der Kurve 12 sogar 28 mm, obwohl der Strom für 0·011″ geschlossen wurde. In der zweiten Gruppe, wo die Fadenspannung kleiner und die Einstellungsdauer länger war, sind diese Ablenkungen noch kleiner: an der Kurve 13 — 6 mm, an der Kurve 14 — 11 mm, an der Kurve 15 — 15 mm und an der Kurve Nr. 16 — 21 mm; und indem der Faden bei größerer Empfindlichkeit während der Rückschwingung eine gänzliche Aperiodizität zeigt, erscheint die Schwingung nach entgegengesetzter Seite in der ersten

Gruppe, besonders in Nr. 12, der zweiten Muskelphase in gewisser Hinsicht ähnlich. Obwohl denn die Fadenablenkung durch den Strom in der ersten Periode sich bei dieser Fadenspannung mehr der Vertikallinie nähert, ergibt der Faden bei der Rückschwingung nach Null keine Gerade und weist nicht nur eine Verzögerung von fast 0·01″ auf, sondern kehrt auch mit einer solchen Geschwindigkeit zurück, daß die Kurve die Nulllinie um 2 mm überschreitet. Es ist klar, daß, je größer die Fadenspannung, diese Schwingung auch um so größer wird. Wenn also irgend ein Strom auf den Faden in der Rückschwingungsperiode einwirkte, so würde dadurch die Ablenkung eine große Modifikation erfahren.

IV. Die Intensität des die gleiche Zeit geschlossenen Stromes wurde geändert.

Versuch 4.

A) Ein Quarzfaden, Widerstand 13000 Ohm. Empfindlichkeit des Galvanometers $20 . 10^{-9}$. Einstellungszeit des Fadens 0·02″. Der Strom wurde für eine Zeit von 0·008″ geschlossen. Fig. 17, Tafel XVIII.

1. E = 2·8 m. V.
2. E = 3·6 „ „
3. E = 5·0 „ „
4. E = 8·8 „ „

B) Ein Quarzfaden vom Widerstande = 8900 Ohm. Empfindlichkeit $100 . 10^{-9}$. Der Faden wurde für 0·0032″ geschlossen.

Fig. 18, Tafel XVIII.

E = 15 m. V.

Fig. 19, Tafel XVIII. E = 75 m. V.

Aus diesem Versuche ersehen wir, daß die Ablenkung je nach der Stärke des auf den Faden einwirkenden Stromes sowohl bei sehr bedeutender wie auch bei schwacher Fadenspannung sich der Vertikallinie mehr oder weniger nähert. Die Ablenkung erfährt jedoch immer eine gewisse Verzögerung; dies ist der Fall auch bei 75 m. V. Wir sehen also, daß sogar bei einem so starken Strom, wie in diesem Falle, bei Stromschließung = 0·003″ keine vollständige Ablenkung zu erhalten ist und die Kurve Nr. 19 statt 75 nur 30 m. V. zeigt.

V. Ich habe außerdem noch eine Reihe von Versuchen durchgeführt, in denen die Stromrichtung bei gleichbleibender Stromstärke und Fadenspannung geändert wurde.

Versuch 5.

Quarzfaden. Widerstand 16000 Ohm. Empfindlichkeit $15 . 10^{-9}$. Zwei Elemente wurden, jedes für sich, durch Rheochorde geschlossen; von jedem Rheochord führten die Drähte durch einen besonderen Stromunterbrecher zu den zwei Kontakten auf dem Fallrheotom und durch die letzteren zu dem Saitengalvanometer, anderseits unmitellbar zum Galvanometer. Die nach beiden Rheochorden abgeleiteten Ströme konnten selbstverständlich einander gleich oder verschieden sein. Das eine Kontaktpaar, der Öffnungs- und Schließungskontakt, befand sich auf dem einen Arm des Fallrheothoms, das andere auf dem anderen. Der Kontaktabstand und demnach die Schließungsdauer eines jeden Stromes konnten gleichfalls verschieden sein. Die Einstellung des einen Paares der Kontakte gegen das andere konnte ebenfalls nach Belieben variieren. Diese Einstellung war in dem angegebenen Versuche derartig, daß das beim Herabfallen die Kontakte schließende Gewicht zuerst den Strom von dem einen Rheochord schloß; in dem Augenblicke, als das Gewicht auf den zweiten Kontakt stoßend, den ersten Strom öffnete, schloß dasselbe fast gleichzeitig den von dem anderen Rheochord in entgegengesetzter Richtung fließenden Strom. Dann wurde der Strom ebenfalls geöffnet, sobald die Ablenkung nach der zweiten Richtung hin ihr Maximum so wie im ersten Falle erreicht hatte.

Fig. 20, Tafel XVIII.

Der durch den ersten Strom abgelenkte Faden steigt, wie man es aus dieser Kurve ersieht, nach der Öffnung des ersten und Schließung des zweiten Stromes zurück, eine schiefe Linie bildend, die jedoch viel mehr der Lotrechten genähert ist, als im Falle, wo der Faden nach der Stromunterbrechung zur Nulllinie von selbst zurückkehrt. Es ist demnach klar, daß der Faden sich hier unter der Einwirkung von zwei Kräften befindet: der Kraft des Stromes und der der eigenen Elastizität. Einen ähnlichen Zustand findet man fast an jeder Kurve der Aktionsströme vor. Die Rückkehr des Fadens nach der ersten Phase zeigt immer, daß mit dem Aufhören dieser Phase ein entgegengerichteter Strom wirkt.

Aus den aufgezeichneten Kurven ersehen wir erstens, daß der Charakter und die Größe der Ablenkung bei gegebenem Strome vor allem von der Saitenspannung abhängt; zweitens, daß die Ablenkung der Saite auch bei konstanten Strömen stets eine Kurve darstellt und daß diese sich, je stärker der auf die Saite einwirkende Strom ist, bei beliebiger Fadenspannung der Lotrechten um so mehr nähert; drittens, daß das Ablenkungsmaximum der Saite zeitlich niemals mit dem Strommaximum zusammenfällt, sondern immer mehr oder weniger verspätet erscheint; endlich, daß in dem Falle, wenn die Schließungszeit kürzer ist als die Einstellungsdauer, die Ablenkung kleiner wird, als sie bei gegebenem Strome sein sollte, so daß sie infolgedessen zur Bestimmung der Stromintensität, also der elektromotorischen Kraft nicht dienen kann.

Die Kurven der Aktionsströme.

A. Kurven bei verschiedenen Fadenspannungen.

Die Art und Weise, wie Ströme abgeleitet werden, spielt bei den Untersuchungen über die Aktionsströme eine wichtige Rolle. Vor allem soll man dafür Sorge tragen, daß die Elektroden an dem Muskel sich nicht verschieben, sondern stetig dieselben Punkte berühren. Ich verfuhr, um unter gleichbleibenden Versuchsbedingungen zu arbeiten, wenn es sich z. B. um den *M. sartorius* handelte, in folgender Weise. Ich präparierte vorsichtig die untere Muskelsehne ab und unterband sie mit einem Seidenfaden; dann trennte ich die Aponeurose von dem Knie ab. schnitt die Sehne unterhalb der Ligatur ab und trennte den Muskel an dem Faden emporhebend, von den anderen Muskeln mit der Scheere ab; in sorgfältigster Weise vermied ich jede, auch noch so geringe Verletzung des Muskels. Auf diese Weise gelangte ich zum oberen Ansatzpunkte des Muskels, neben dem ich denselben mit einer zweiten Ligatur unterband und von dem Becken abschnitt. Dann heftete ich den oberen Muskelteil an einem festen Punkt mittels des oberen Fadens an und hängte an den unteren Faden ein um eine Rolle geschlungenes Gewicht von 5 bis 25 g auf. Der Muskel war oberhalb einer Glasscheibe horizontal befestigt (ein bischen gespannt), berührte sie aber nicht, resp. nur sehr leicht. Die Präparierung der übrigen Muskeln wurde in üblicher Weise ausgeführt.

Die unpolarisierbaren Birkenpilzelektroden[1]), welche ständig in meinem Institute verwendet werden, waren entweder in Gestalt dreieckiger Platten, unmittelbar mit der scharfen Kante quer der ganzen Oberfläche des Muskels angelegt oder in Kegelgestalt durch die mit physiologischer Salzlösung getränkten Fäden mit dem Muskel verbunden. Die Fäden waren quer um den Muskel gewunden und wurden hierauf um die Birkenpilze der unpolarisierbaren Elektroden gewickelt. In den Experimenten, in denen ich bloß Birkenpilze verwendete, waren diese 2 cm lang, dünn und nachgiebig, so daß bei den Muskelkontraktionen die Berührungsstellen nicht geändert, sondern die Elektroden entsprechend gebogen wurden. Bei der Verbindung der Muskeloberfläche mit dem Galvanometer konnte man, obwohl der Muskel vollständig unverletzt war, einen aufsteigenden Strom nachweisen, den ich auch stetig kompensierte. Zur Reizung diente ein gewöhnlicher Induktionsschlittenapparat, in welchem die Intensität des primären Stromes 0·4 Amper nicht überstieg.

Die Fadenablenkung zeichnete ich mit dem Cremer'schen Fallapparat auf, ähnlich wie in den oben angeführten Versuchen mit konstantem Strom. Die Fadenspannung war in allen Versuchen der oben angegebenen Bestimmung gemäß aperiodisch. Nur in einigen Versuchen wendete ich größere Spannungen an, um die unter diesen Bedingungen ermittelten Kurven mit den bei geringerer Spannung erhaltenen zu vergleichen.

Eben diese Vergleichsversuche ergaben, daß die obenerwähnte Folgerung auf Grund der Schließungs- und Öffnungsversuche mit konstanten Strömen richtig war, und zwar, wenn die Fadenablenkungen schwach sind, beziehungsweise, wenn der Strom allmählich auf- und absteigt, muß sich die Kurvengestalt bei großer Faden-

[1]) Der Elektrodenwiderstand war selbstverständlich kein konstanter, aber die Schwankungen waren unbedeutend. Wenn die Elektroden sich mit ihren Spitzen berührten, wiesen sie einen Widerstand von 5600 Ohm auf; dagegen längs der ganzen Oberfläche zusammengelegte — 1100; mit ihren Spitzen an den Muskel angelegte *(m. gastrocn.)* — in seiner Mitte und an der Sehne — mit dem Widerstande des Muskels zusammen — 13·700 Ohm. Bei der Ableitung unter Anwendung der Fäden von demselben Muskel — von dem Muskelbauch und der Sehne — betrug der Elektrodenwiderstand 9240 Ohm. Ich bestimmte den Widerstand mittels des Telephons bei Anwendung der Wheatston'schen Brücke und zwei Kondensatoren, nach der von Borkowski angegebenen Methode. [„Über Polarisation der Nerven". Abhandl. d. Krakauer Akadem. d. Wissensch., J. 1911, Bd. 11 B.].

spannung infolge der Elastizität ändern und die beiden Kurventeile müssen einander fast ähnlich werden.

Um mich zu überzeugen, daß dies tatsächlich zutrifft, erhielt ich Kurven, welche von denselben Punkten eines und desselben Muskels, jedoch bei verschiedener Empfindlichkeit des Galvanometers aufgenommen wurden.

Versuch 6.

M. sartorius vom großen ungarischen Frosch, kurarisiert; Entfernung der Rolle 30 cm; Belastung 15 g. Unmittelbare Reizung. Die Elektroden wurden unmittelbar angelegt.

In allen unten angeführten Versuchen werden die Reizelektroden mit *Ed.* bezeichnet: die erste dem oberen Muskelteile näher liegende mit *A*, die folgenden mit *B*, *C* u. s. w. Der Elektrodenabstand wird in mm angegeben. In den auf den Tafeln gezeichneten Figuren bezeichnet I — den Fadenschatten, II — das Signal, III — die Zeit. Die mit IV bezeichnete Linie bedeutet den Schatten des Myographions.

Abstand *Ed.* von *A*=3 mm, *A* von *B* 5 mm, *B* von dem Muskelende 17 mm.

Fig. 21, Tafel XVIII.

Empfindlichkeit des Galvanometers 84.10^{-9}. Die Anwachsperiode der Phase I — 0·0036″. Latenzstadium — 0·036. Abfallperiode bis zur Null — 0·0048″.

Fig. 22, Tafel XVIII.

Empfindlichkeit des Galvanometers — 42.10^{-9}. Latenzstadium — 0·0036″. Die Anwachsperiode der Phase I — 0·0045. Abfallperiode bis zur Null — 0·0104″.

Fig. 23, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers $22·5.10^{-9}$. Latenzstadium — 0·0040″. Anwachsperiode der Phase I — 0·0048″. Abfallperiode bis zur Null 0·0360″. Einstellungsdauer des Fadens 0·045.

Versuch 7.

Abpräparierter *M. gastrocnemius* eines Frosches. Belastung — 15 g.

Galvanometer mit Okular, Vergrößerung 600. Abstand zwischen *Ed.* und *A* — 10 mm; *A* von *B* — 8; *B* vom Ende — 10 mm.

Fig. 24, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers 44.10^{-9}. Anwachsperiode der Phase I = 0·0040″. Abfallperiode bis zur Null = 0·0940″. Die zweite

Phase stellt zwei Ablenkungen von 0 dar: die erste nach 0·0070″, die zweite nach 0·0570″.

Fig. 25, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers $22 . 10^{-9}$. Anwachsperiode der Phase I = 0·0040″. Anwachsperiode der zweiten Phase = 0·0500″.

Versuch 8.

Kurarisierter *M. sartorius*. Belastung 15 g. Abstand zwischen *Ed.* und $A = 5$, zwischen A und B 15 mm, von B bis zum Ende = 17 mm.

Fig. 26, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers $84 . 10^{-9}$. Latenzstadium 0·0032. Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0036″. Abfallperiode zur Null = 0·0048″.

Kurve 27, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers $42 . 10^{-9}$. Latenzstadium = 0·0032″. Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0040″. Abfallperiode bis zur Null — ?.

Kurve 28, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers $22{\cdot}5 . 10^{-9}$. Latenzstadium = 0·0032″. Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0040″. Abfallperiode zur Null = 0·0128″.

Aus den gezeichneten Kurven ersehen wir, daß die bei verschiedenen Fadenspannungen mittels des Saitengalvanometers aufgenommenen Kurven des Aktionsstromes der Anwachsperiode der Ablenkung nach einander ähnlich sind, dagegen bezüglich der Rückkehrsperiode einen großen Unterschied aufweisen. Dieses Sinken erfolgt um so rascher, je größer die Fadenspannung ist. Bei großen Spannungen überschreitet der Faden die Null, indem er gewissermaßen der zweiten Phase gleicht.

Dagegen dauert bei schwacher Spannung die Rückschwingung viel länger; der Faden geht über die Null viel später hinaus. Diese Rückschwingung dauert jedoch viel kürzer als die einfache Einstellungszeit nach der Öffnung eines Stromes, der dieselbe Ablenkung hervorruft. Dies ist wohl ein unwiderleglicher Beweis, daß die Fadenrückkehr durch eine der ersten entgegengesetzte Stromrichtung hervorgebracht wird.

Der Einfluß des Fadens auf den Charakter der Kurven tritt viel deutlicher an den vom *M. gastrocnemius* eines Frosches bei Nervenreizung aufgenommenen Kurven auf.

Versuch 9.

M. gastrocnemius von einem einheimischen Frosch; die Ableitung geschieht mittels der Fäden.

A wird im Abstand von 8 mm von dem oberen Muskelende angelegt; *B* an die untere Sehne. Die Entfernung zwischen *A* und *B* beträgt 26 mm, die Belastung 15 g, die Entfernung der Rolle 25 cm.

Kurve 29, Tafel XIX.

Kompensation = 281 [1]). Empfindlichkeit des Galvanometers = $225 . 10^{-9}$. Latenzstadium = 0·0037″. Anwachsperiode der ersten Phase 0·0065″. Abfallsperiode bis zur Null = 0·0187″. Das Maximum der zweiten Phase wird nach 0·0712″ seit dem Beginn der Ablenkung erreicht.

Fig. 30, Tafel XIX.

Die Empfindlichkeit des Galvanometers = $450 . 10^{-10}$. Latentes Stadium — 0·0037″. Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0060″. Abfallsperiode zum Nullpunkt = 0·0195″. Maximum der zweiten Phase seit dem Beginn der Ablenkung = 0·0712″.

Kurve Nr. 31, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers = $550 . 10^{-10}$. Latentes Stadium = 0·0038″. Die Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0060″. Abfallsperiode zum Nullpunkt = 0·0064″. Erstes Maximum der zweiten Phase seit dem Beginn der Ablenkung 0·0144″; zweites Maximum nach 0·0760″.

Kurve 32, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers = $1120 . 10^{-10}$. Latentes Stadium 0·0037″. Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0060″. Abfallsperiode = 0·0042″. Das erste Maximum der zweiten Phase seit dem Ablenkungsbeginn erfolgt nach 0·0112″, das zweite Maximum der zweiten Phase 0·0750″.

In diesem Versuche bleiben, wie wir sehen, das latente Stadium sowie die Anwachsperiode der ersten Phase, unabhängig von der Empfindlichkeit des Galvanometers, die gleichen. Die Rückschwingungsperiode fällt mit der Anspannung des Fadens und der Verminderung der Galvanometerempfindlichkeit von 0·0187″ bis auf 0·0042″. Dagegen treten an den Kurven 31 und 32 zwei Maxima der zweiten Phase auf: das erste nach 0·0144 und 0·0112″, wonach der Faden wiederum nach der negativen Seite abgelenkt wird und von neuem aufsteigt; er ergibt dabei das zweite Maximum

[1]) 281 = 0·281 m. V.

nach der der zweiten Phase entsprechenden Seite nach 0·0760″ und 0·0750″, d. i. in derselben Zeit, in welcher die zweite Phase an den Kurven Nr. 29 und Nr. 30 erhalten wurde. Diese kleinen Unterschiede in der Zeit werden wenigstens teilweise durch Ungenauigkeiten in der Zeitbestimmung verursacht, da diese zweite Phase sehr schwach auftritt: sie beträgt kaum zwei Teilstriche und wächst sehr langsam an.

Diese Kurven können als unumstößlicher Beweis gelten, daß die erste Ablenkung nach der Seite der zweiten Phase bei gespanntem Faden lediglich auf die Fadenelastizität zurückgeführt werden muß. So sehen wir auch, daß diese Ablenkung an der Kurve Nr. 35 größer ist und rascher auftritt als die an der Kurve Nr. 34, da eben in diesem Versuche die Saite am stärksten gespannt war. Diese Kurven beweisen ebenfalls, daß Samoiloff[1]) an seinen Kurven mit keiner zweiten Phase, sondern nur mit der Eigenschwingung des Fadens vermöge der Elastizität zu tun hatte. Dafür spricht gleichfalls die Zeit, in der seine zweite Phase ihr Maximum erreicht; diese Zeit beträgt kaum 0·0079″, d. i. eine nur ein wenig kürzere Periode als in meinen Versuchen, weil die Fadenspannung und die Empfindlichkeit bei ihm noch größer waren als bei mir. Ich benützte in meinen Versuchen dünne Fäden von großem Widerstand, dagegen kein Okular. Angesichts dessen vergrößerte ich die Fadenspannung nicht mehr als in den angeführten Versuchen, um den Faden nicht zu beschädigen. Ich glaube jedoch, daß das gewonnene Resultat vollständig genügt, um uns zu überzeugen, daß die von Piper und Samoiloff benützten Spannungen dem Zwecke nicht entsprachen und daß mit solchen Spannungen keine zweite Phase, die sich in der Regel langsamer entwickelt und geringere Intensität hat, erhalten werden kann.

Wir ersehen gleichfalls aus diesen Kurven, daß erstens der Strom in der Periode der ersten Phase sehr stark ist und daß er sehr rasch entsteht; ob er aber momentan erzeugt wird, oder zur Entstehung eine gewisse, wenn auch sehr kurze Zeit erfordert, das läßt sich nicht ermitteln. Doch die Geschwindigkeit, mit welcher er entsteht, weist darauf hin, als ob er eine Folge irgend einer Explosion, irgend eines Ausbruches wäre, der plötzlich eine so bedeutende Potentialdifferenz hervorruft.

[1]) Pflüger's Archiv, Bd. 143, Tafel 5.

Schon die ersten Untersuchungen mit Hilfe des Einthoven'schen Galvanometers haben ergeben, daß die Ablenkungen bei einer gegebenen aperiodischen Fadeneinstellung weniger von den Ableitungsstellen als von der Beschaffenheit des Muskels selbst abhängen. Man erhält sowohl bei Ableitung vom *M. sartorius* als auch bei Ableitung vom *M. gastrocnemius* sowohl bei der mittelbaren als auch bei der unmittelbaren Reizung immer entweder einphasige oder zweiphasige Kurven. Die zweite Phase dieser zweiphasigen Kurven tritt in gewissen Muskeln verhältnismäßig schnell ein, in den anderen viel langsamer. Daher kommt es, daß die Periode der elektrischen Veränderungen in gewissen Muskeln länger, in anderen kürzer ist. Ich bin aus mehreren, überwiegend an *M. gastrocnemius* angestellten Versuchen zu der Ansicht gelangt, daß zwei Faktoren dabei entscheidende Rolle spielen: einerseits ist es der Zustand des Muskels, in welchem dieser zum Experimentieren verwendet wird, anderseits die Individualität des Versuchstieres. Diese Frage erfordert jedoch eine besondere Untersuchung. In der vorliegenden Abhandlung möchte ich nur die Mannigfaltigkeit der Typen der elektrischen Veränderungen andeuten, welche bei verschiedenen Individuen beobachtet wird. Die hier angeführten Kurven von Nr. 21 bis 28 stellen einen Typus der einphasigen Kurven dar.

B. Die Versuche mit M. sartorius.

Versuch 10.

M. sartorius von einem kurarisierten Frosch; unmittelbare Reizung.

Fig. 33, Tafel XIX stellt eine zweiphasige Kurve dar.

Abstand *Ed.* von $A = 9$ mm.; Abstand A von $B = 10$ mm.; Abstand B vom Ende $= 10$ mm. Quarzfaden, Widerstand 16000 Ohm. Entfernung der Rollen = 19 cm. Empfindlichkeit des Galvanometers $= 125.10^{-10}$. Latentes Stadium = 0·0046″; Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0051″; Abfallsperiode = 0·0069″. Maximum der zweiten Phase nach 0·0207″ seit dem Ablenkungsbeginn. Dauer der ganzen elektrischen Veränderung = 0·0575″.

Versuch 11.

Fig. 34, Tafel XIX.

M. sartorius von einem ebenfalls kurarisierten Frosch wird in ein Röhrchen hineingesteckt; die Belastung beträgt 5 g. Die Elektroden werden unmittelbar an die Muskeln angelegt. (Die Kurve ist infolge einer umgekehrten Verbindungen der Elektroden mit

dem Muskel umgewendet). Abstand *Ed.* von $A = 10$ mm; A von $B = 11$ mm; B vom Ende des *M. sart.* = 9 mm. Faden und Empfindlichkeit sind wie im vorhergehenden Versuch. Latentes Stadium = 0·0045″. Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0053″. Abfallsperiode = 0·0189″. Das Maximum der zweiten Phase wird nach 0·0638″ seit dem Ablenkungsbeginn erreicht. Die Dauer der ganzen elektrischen Veränderung beträgt = 0·0880″.

Versuch 12.

Kurarisierter einheimischer Frosch. Belastung = 15 g. Quarzfaden vom Widerstande = 8900 Ohm. Empfindlichkeit des Galvanometers $225 . 10^{-10}$. Abstand *Ed.* von $A = 5$ mm; A von $B = 14$ mm.

Fig. 35, Tafel XX.

Latentes Stadium = 0·0045″. Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0075″. Maximum der zweiten Phase nach 0·0210″ seit dem Beginn der Ablenkung. Es gelang nicht, die Dauer der elektrischen Änderung zu bestimmen.

Obwohl überhaupt bei der Ableitung vom *M. gastrocnemius* ebenfalls drei Typen von Kurven erhalten werden, so überwiegen doch in der Regel die zweiphasigen Kurven mit kürzer resp. länger dauernder zweiter Phase, wenn man sich eines Galvanometers von der Empfindlichkeit = $1 . 10^{-8}$ (mindestens) bedient. Bei kleinerer Empfindlichkeit können, wie wir es gesehen haben, vor allem die Eigenschwingungen des Fadens mitwirken, welche die zweite Phase simulieren. Dagegen kann bei kleiner Stromstärke während der zweiten Phase diese durch das Galvanometer gar nicht nachgewiesen werden. Ich glaube, daß die in den unten angeführten Versuchen sowohl an *M. sartorius* als auch an *M. gastrocnemius* ermittelten Kurven den Charakter der elektrischen Änderungen während des Verlaufes eines Tätigkeitszustandes am besten erklären.

Versuch 13.

M. sartorius eines kurarisierten Frosches. Abstand zwischen *Ed.* und $A = 10$ mm; zwischen A und $B = 10$ mm; zwischen B und dem unteren Ende = 10 mm. Die Elektroden werden unmittelbar angelegt. Kompensation 53. Die obere Elektrode ist positiv. Fadenwiderstand = 16000 Ohm. Empfindlichkeit des Galvanometers = $155 . 10^{-10}$. Entfernung der Rollen = 14 cm. Das Erregungsmoment wird so wie an anderen Kurven durch ein Signal angezeigt[1]).

[1]) Die Signalverspätung überstieg 0·0006″ nicht.

Fig. 36, Tafel XX.

Abstand des Gipfels der ersten Phase vom Beginn der Ablenkung = 0·0057″, Abstand des Gipfels der zweiten Phase = 0·0135″. Dauer der ganzen elektrischen Änderung = 0·0798″, Gipfelhöhe der ersten Phase = 19 mm, Gipfelhöhe der zweiten Phase = 2 mm.

Versuch 14.

Fig. 37, Tafel XX.

M. sartorius eines kurarisierten Frosches; die Elektroden werden unmittelbar an den Muskel angelegt. Belastung = 15 g. Empfindlichkeit des Galvanometers, wie in früheren Versuchen. Die Kompensation = 10 mm. Die obere Elektrode ist positiv. Abstand *Ed.* von *A* = 9 mm; *A* von *B* = 10 mm; *B* vom Ende = 10 mm. Latentes Stadium = 0·0038″. Abstand des Gipfels der ersten Phase vom Beginn der Ablenkung = 0·0055″. Abstand des Gipfels der zweiten Phase = 0·0142″. Dauer der ganzen Änderung = 0·0550″, d. i. 1/18″. Gipfelhöhe der ersten Phase = 19 mm, die der zweiten Phase = 6 mm.

Wenn man aus dem Abstande der Wellengipfel die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Tätigkeitszustandes berechnete, würde sie in dem ersten Versuch 98 cm betragen, in dem zweiten 69 cm, was ganz unwahrscheinlich ist.

Versuch 15.

Ein ebenfalls kurarisierter Frosch. *M. sartorius*, schwach entwickelt. Die ersten zwei Kurven wurden bei der Ableitung von der Oberfläche ermittelt (38 und 39), die Kurven Nr. 40 und Nr. 41 bei der Ableitung vom Querschnitt und von der Oberfläche.

Fig. 38, Tafel XX.

Abstand *Ed.* von *A* = 8 mm.; zwischen *A* und *B* = 18 mm.; *B* vom Ende = 6 mm. Kompensation = 296 mm. Die obere Elektrode ist positiv. Latentes Stadium = 0·0040″. Abstand des Gipfels der ersten Phase vom Beginn der Ablenkung = 0·0060″. Dauer der ganzen elektrischen Änderung = 0·0500″. Gipfelhöhe der ersten Phase = 8 mm.

Kurve Nr. 39, Tafel XX.

Derselbe Muskel. Abstand *Ed.* von *A* = 17 mm; zwischen *A* und *B* = 9 mm; von *B* zum unteren Ende = 9 mm. Kompensation = 332. Latentes Stadium = 0·0090″. Abstand des Gipfels der ersten Phase vom Beginn der Ablenkung = 0·0051. Dauer der gan-

zen elektrischen Änderung = 0·0563″. Gipfelhöhe der ersten Phase = 6 mm.

Die beiden beigelegten Kurven gehören dem Typus der einphasigen Kurven an; dessenungeachtet unterscheidet sich die Dauer des Aktionszustandes nur sehr wenig von der der zweiphasigen Kurven. Diese Kurven sind von besonderer Bedeutung, weil sie als Beweis dienen können, daß die Stromstärke während des Aktionszustandes, bei sonst gleichbleibenden Bedingungen, von der Entfernung der Ableitungselektroden abhängt. Dieses haben auch andere Forscher beobachtet. Sie hielten jedoch die Senkung der Kurve im Falle, wenn die Elektroden einander näher lagen, für eine Folge der gegenseitigen Einwirkung der Phasen. In dem angeführten Versuche gibt es nur eine Phase, jedoch wenn die Entfernung zwischen den Ableitungselektroden 17 mm beträgt, reicht die Ablenkung bis zu 8 mm, dagegen bei der Entfernung von 9 mm nur bis zu 6 mm. Wir können die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Aktionszustandes in den untersuchten Muskeln berechnen, wenn wir die Unterschiede in dem Stadium der latenten Erregung und den Abstand zwischen der oberen und den reizenden Elektroden berücksichtigen. Das latente Stadium beträgt im zweiten Falle = 0·0090″, im ersten Fall = 0·0040″. Die Differenz = 0·0050″ wurde durch Vergrößerung des Abstandes zwischen den reizenden Elektroden und *A* um 9 mm hervorgebracht. Die Geschwindigkeit würde daher in diesem Bereiche 1·8 m betragen.

Das untere Ende desselben Muskels wurde abgeschnitten und vom Querschnitt abgeleitet.

Fig. Nr. 40, Tafel XX.

Ed. von *A* = 16 mm; zwischen *A* und *B* = 5 mm. Kompensation = 397 mm. Latenzstadium = 0·0104″. Höhe der Kurve = 3 mm.

Fig. Nr. 41, Tafel XX.

Ed. von *A* = 10 mm; zwischen *A* und *B* = 10 mm. Kompensation = 374 mm. Latenzstadium = 0·0076″. Höhe der Kurve = 3 mm. Wenn man das latente Stadium in diesen beiden Kurven in Betracht zieht, so findet man eine Differenz von 0·0028″; die Abstandsdifferenz hingegen der reizenden und der ableitenden Elektroden = 6 mm. Indem wir auf Grund dieser Kurven die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Aktionszustandes berechnen, finden wir = 2 m 14 cm.

Versuch 16.

Ein kurarisierter ungarischer Frosch mit stark entwickelten Muskeln. *M. sartorius* wurde wie in dem vorangehenden Versuche abpräpariert. Die Belastung betrug 5 g. Der Muskel wurde mit einer Kammer bedeckt.

Fig. 42, Tafel XX.

Ed. von $A = 5$ mm; zwischen A und $B = 24$ mm. Latenzstadium = 0·00276″. Anwachsperiode der I. Phase seit dem Beginn der Ablenkung = 0·0100″. Anwachsperiode der II. Phase seit dem Beginn der Ablenkung = 0·0342″. Dauer der elektrischen Änderung = 0·0700″. Gipfelhöhe der I. Phase = 30 mm; Gipfelhöhe der II. Phase = 9 mm.

Fig. 43, Tafel XX.

Ed. von $A = 15$ mm; zwischen A und $B = 14$ mm. Latenzstadium der I. Phase = 0·0057″. Abstand des Gipfels der I. Phase vom Ablenkungsbeginn = 0·0057″. Abstand des Gipfels der II. Phase vom Ablenkungsbeginn = 0·0240″. Gipfelhöhe der I. Phase = 20 mm, Gipfelhöhe der II. Phase = 11 mm. Dauer der elektrischen Veränderung = 0·0570″.

Fig. 44, Tafel XX.

Abstand *Ed.* von $A = 25$ mm; zwischen A und $B = 4$ mm. Abstand des Gipfels der I. Phase vom Ablenkungsbeginn = 0·0054″. Abstand des Gipfels der II. Phase vom Ablenkungsbeginn = 0·0180″. Latenzstadium = 0·0076″. Gipfelhöhe der I. Phase = 15 mm, der II. Phase = 9 mm, Dauer der elektrischen Veränderung = 0·0494″.

Indem wir das latente Stadium in diesen drei Fällen und den Abstand der reizenden Elektrode von der oberen in Betracht ziehen, können wir die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Aktionszustandes berechnen.

Aus den Kurven 42 und 43 berechnet, beträgt dieselbe 3 m 44 cm, aus 43 und 44—4 m, aus 42 und 44—3 m 70 cm. Wenn wir dagegen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle für dieselben Kurven aus dem Gipfelabstande der negativen und der positiven Ablenkung berechneten, wie es übrigens alle Forscher bisher getan haben, würde die Geschwindigkeit: 1·23 m, 0·81 m, 0·34 m betragen.

In bezug auf diese Kurven muß man noch bemerken, daß sie, so wie in den vorangehenden Versuchen, eine ausgesprochene Abhängigkeit der Ablenkungshöhe, demnach der Intensität des Aktions-

stromes von dem gegenseitigen Abstande der Ableitungselektroden aufweisen: es ist bei dem Elektrodenabstand = 24 mm die Ablenkung = 30 mm; bei 14 mm — 20 mm; bei 4 mm — 14 mm. Die Anwachsperiode der I. Phase der Kurve ist gleichfalls von dem Elektrodenabstande abhängig: im Versuche Nr. 42 ist sie = 0·0100″, in Nr. 43 — 0·057″, in Nr. 44 — 0·054″. Dieselben Kurven weisen noch auf eine dritte Tatsache von größerer Bedeutung hin, nämlich daß die Dauer der elektrischen Veränderung um so größer ist, je größeren Muskelteil die Ableitungselektroden einnehmen.

An demselben Muskel wurde ein Querschnitt angebracht.

Fig. 45, Tafel XX.

Abstand *Ed.* von $A = 12$ mm; A von $B = 10$ mm; die untere Elektrode wird an den Querschnitt angelegt. Latenzstadium=0·0054″; Ablenkungshöhe der I. Phase = 31 mm; Ablenkungshöhe der II. Phase = 3 mm. Anwachsperiode der I. Phase = 0·0135″, die der II. Phase = 0·0756.

Obwohl man in diesem Falle mit der Längsquerschnitt-Ableitung zu tun hatte, so waren doch die Veränderungen zweiphasig. Sie unterschieden sich von den früheren nur dadurch, daß die II. Phase kleiner und die Dauer der Veränderung bedeutend größer war als in vorigen Fällen. Ich muß diesen Sachverhalt ausdrücklich hervorheben. Da die Dauer der elektrischen Veränderungen bei der Ableitung vom Querschnitt und der Oberfläche mehr oder weniger verlängert wird, obschon sie qualitativ die gleiche bleibt, so darf man von keinem Absterben des Muskels sprechen. Man kann lediglich vermuten, daß die normalen Verhältnisse in der Anordnung der Faserelemente durch das Durchschneiden des Muskels abnorm werden, und daß infolgedessen der Aktionszustand sich nicht so regelmäßig wie in den unverletzten Teilen fortpflanzt. So erklärt sich wahrscheinlich die Verlängerung der elektrischen Veränderungen.

Alle meine recht zahlreichen an *M. sartorius* angestellten Versuche waren ganz analog: die Veränderungen waren immer um so größer und die zweite Phase trat um so energischer auf, je größer der Muskel war und je energischer er sich kontrahierte. In den wenig entwickelten Muskeln schwacher Individuen trat die zweite Phase meistenteils nicht auf oder war kaum zu bemerken.

Die Zeit, in welcher die erste Phase ihren Gipfel erreicht, schwankt bei *M. sartorius* um 0·005″; diese Dauer reicht fast voll-

ständig aus, damit der Erregungszustand die ganze Muskellänge zurücklege. Indem wir die Neigung der an einem Muskel ermittelten Kurven mit der gleichen Neigung der Stromschließungskurven vergleichen, müssen wir zu der Ansicht gelangen, daß der erste Kurvenabschnitt beweist, daß der im Muskel entstehende Strom viel stärker ist, als dies die Kurve zeigt; die außerordentlich große Geschwindigkeit der Stromentstehung bestätigt die obenerwähnte Vermutung, daß sie den Charakter einer Zersetzung explosiver Substanzen hat.

C. Die Versuche mit M. gastrocnemius.

Versuch 17.

Rana temporaria; Muskel abgetrennt. Fadenableitung; Reizung vom Nerven aus: der erste Faden an der größten Muskelverdickung; der zweite im Abstande = 6 mm vom ersten; der dritte im Abstande = 5 mm vom zweiten; der vierte im Abstande = 6 mm vom dritten und im Abstande = 4 mm von der unteren Sehne.

Bei der Ableitung vermittelst des ersten und des zweiten Fadens erhalten wir die am meisten typischen Kurven. Der erste Faden ist etwas unterhalb des Nervenäquators gelegen, deswegen ist der durch die Nervenreizung hervorgerufene Erregungszustand von oben nach unten gerichtet. Die ermittelte Kurve ist eine zweiphasige; die erste Phase beweist, daß ein momentaner absteigender Strom entsteht, der 0·0040″ dauert; dann (Fig. 46, T. XX) wird der Faden durch einen neuen entgegengerichteten, d. i. aufsteigenden Strom verhältnismäßig schnell nach der entgegengesetzten Seite abgelenkt. Dieser Strom erreicht seine maximale Höhe nach 0·0150″, wonach er allmählich verschwindet und nach 0·0733″ vom ersten Momente um einen Teilstrich unter den Nullpunkt sinkt. Da der aufsteigende Ruhestrom zwischen diesen zwei Punkten kompensiert wurde und gleich 111 war, weist die zweite Phase ohne Zweifel auf die Vergrößerung der elektromotorischen Kraft des Muskels hin.

Die Ablenkung der I. Phase = 16 mm, die der II. — 18 mm. Latenzstadium = 0·0033″.

Fig. 47, Tafel XXI.

Ableitung 1—3. Kompensation — 171. Latenzstadium = 0·0035″. Die erste Phase des absteigenden Stromes 0·0045″. Der entgegengerichtete aufsteigende Strom dauert 0·0162″, sinkt zum Nullpunkt

nach 0·0730″; die Fadenablenkung in der Periode der ersten Phase = 21 mm, in der zweiten = 22 mm.

Alle Bedingungen blieben in beiden Fällen unverändert mit Ausnahme des Abstandes der Ableitungselektroden, der im ersten Falle 6 mm, im zweiten 11 mm betrug.

Fig. 48, Tafel IV.

Verbindung 1—4. Elektrodenabstand = 17 mm, Kompensation = 335, Latenzstadium = 0·0035″. Der absteigende Strom (erste Phase) dauert 0·0049″; der aufsteigende entgegengerichtete Strom (zweite Phase) 0·0171″; sinkt zum Nullpunkt nach 0·0736″; die Ablenkung der ersten Phase beträgt 24 mm; die der zweiten — 13 mm.

Die Ergebnisse dieses Versuches werden in der Tabelle I dargestellt.

Wir reproduzieren auf der beigelegten Tafel zwei weitere Kurven, von denen (Fig. 49, Tafel XXI) die vermittelst des zweiten und dritten Fadens ermittelte Kurve zweiphasig, dagegen die (Fig. 50, Tafel XXI) vermittelst des dritten und vierten erhaltene einphasig war, obwohl sich der vierte Faden noch im Abstande von 4 mm vom Muskelende befand.

TAFEL I.

Nr. der Kurve	Der Elektroden-Abstand	Die Kompensation [1]) des Ruhestromes	Das latente Stadium	Die Dauer der I. Phase	Die Dauer der II. Phase	Die Ablenkung in I. Phase	Die Ablenkung in II. Phase	Die Dauer der beiden Phasen	Die Verbindung des Fadens mit dem Galvanometer
46	6 mm	— 111	0·0033	0·0040	0·0150	16 mm	18 mm	0·0733	1 und 2-te
47	11 „	— 171	0·0035	0·0045	0·0162	21 „	22 „	0·0730	1 und 3-te
48	17 „	— 335	0·0035	0·0049	0·0171	24 „	13 „	0·0736	1 und 4-te
49	5 „	— 91	0·0045	0·0040	0·0150	— 6	+ 7 „	0·0740	2 und 3-te
50	6 „	— 164	0·0054	0·0046	0	—10	0 „	0·0414	3 und 4-te

Versuch 18.

Großer ungarischer Frosch; der Nerv wurde in flüssigem Paraffin gereizt; Ableitung vermittelst der Fäden; Rollenabstand = 30 cm; die Kurven wurden bei kleinerer Geschwindigkeit der Tafel ermittelt.

[1]) Der Ruhestrom ist ein aufsteigender.

Kurve 51 wurde erhalten bei der Ableitung vom oberen Dritteile, Kurve 52 bei der Ableitung vom mittleren Drittel. Der Unterschied zwischen diesen Kurven besteht darin, daß die erstere eine dreiphasige, die letztere dagegen eine schwach zweiphasige ist.

Die erste Phase stellt an der Kurve Nr. 51 den aufsteigenden Strom dar, die zweite — den absteigenden, die dritte wiederum den aufsteigenden.

Der Muskelstrom ist an der Kurve Nr. 52 während der ersten Phase ein absteigender und wird nur in der zweiten Phase für einen Moment ein aufsteigender. Da der Erregungszustand durch die Nervenreizung hervorgerufen wurde, liefern uns diese Kurven den Beweis, daß der Aktionsstrom von der Richtung des Erregungszustandes abhängt, was übrigens schon Hermann, Hoffmann und Piper hervorgehoben haben, und daß der Aktionsstrom in der ersten Phase dieselbe, in der zweiten der des Erregungszustandes entgegengesetzte Richtung hat.

Man kann demnach tatsächlich je nach der Stelle der Ableitung eine Summierung der Phasen erhalten, wenn namentlich die Ableitungselektroden im Bereiche der einen und der anderen Richtung, wie z. B. an der Kurve Nr. 51, gelegen sein werden.

Hier überwiegt im ersten Momente die Richtung des aufsteigenden Stromes, da die Elektroden sich im oberen Drittel des Muskels befinden. Diese Phase vereinigt sich nachher mit der ersten Phase des unteren Muskelteiles, dessen zweite Phase als dritte auftritt, wie es von Hoffmann erklärt wurde. Ich verwendete zu diesem Versuche einen sehr starken *M. gastrocnemius* vom ungarischen Frosch, und wir sehen, daß die Fadenablenkungen in der Tat senkrecht nach oben oder nach unten stattfinden, was der Fall ist, wenn die Stromstärke eine sehr große ist, die wegen der Kürze der Einwirkungsdauer des Stromes auf den Faden durch das Galvanometer nicht nachgewiesen werden kann.

Die angeführten Versuche zeigen, daß die Aktionsströme auch in *M. gastrocnemius* denselben Charakter haben, wie im *M. sartorius*.

Die Stromdauer der ersten Phase beträgt nur ungefähr 0·005″. Wir können uns eine Vorstellung von diesem Strome machen, wenn wir die Intensität eines solchen Stromes bestimmen, der bei der Schließungsdauer = 0·005″ einen der im gegebenen Falle der Muskelablenkung gleichen Ausschlag ergibt. Diese mit Hilfe des Helmholz'schen Pendels ausgeführten Bestimmungen haben gezeigt, daß

die elektromotorische Kraft in diesen Fällen bis 300 m. V. steigen kann (Siehe Fig. 52). Diese Kurven zeigen ebenfalls, daß, wenn das Stromanwachsen aufhört, dieser Strom durch einen anderen überwältigt wird, da die Rückschwingung des Fadens nach 0 schneller erfolgt, als wenn bloß eine einfache Stromunterbrechung stattfinden würde. Demnach fängt die zweite Phase an, sich in jedem Punkte nach 0·005″ zu entwickeln; sie entwickelt sich jedoch nicht so schnell wie die erste. Das Anwachsen der Fadenablenkung mit der Vergrößerung der Elektrodenentfernung ebenso wie im *M. sartorius* beweisen, meiner Ansicht nach, daß der Erregungszustand kein kontinuierlicher Vorgang ist, sondern daß er in einer Reihenfolge in gesonderten Muskelabschnitten ähnlich wie in einer Reihe von Ketten entsteht. Dadurch wird die Stromintensität um so größer, von je größerer Kettenanzahl der Strom abgeleitet wird, genau so wie beim Ruhestrom. Es hängt vom Zustande des Muskels ab, ob dieser infolge der Erregung mit einer oder mit beiden Phasen reagiert. Bisher konnte ich nur feststellen, daß die Zweiphasigkeit um so leichter hervorgerufen wurde, je stärker die zum Experiment verwendeten Muskeln waren; sie mußten dabei möglichst frisch und unverändert sein. Wenn an gegebenem Muskel die Zweiphasigkeit auftrat, so war sie bei jeder Ableitungsart sowohl vom ganzen Muskel als auch vom Querschnitt zu erhalten. Ich erlaube mir als Beweis noch die drei folgenden Kurven anzuführen.

Versuch 19.

Nervus ischiadicus und *Musculus gastrocnemius* wurden in der Weise abpräpariert, daß sie vollständig von dem Füßchen abgetrennt wurden. Der Nerv wurde dann noch ein wenig an der Muskeloberfläche präpariert. An dem Muskel wurden ein oberer und ein unterer Querschnitt, ohne Beschädigung des Nerven angebracht, wobei die Nervenreizung eine ganz deutliche Muskelkontraktion ergab.

Kurve 53. Taf. XXI.

Der Strom wurde vom Nervenäquator und dem Querschnitt abgeleitet; die obere Elektrode wurde an den oberen Querschnitt, die untere an den Äquator angelegt. Die Ablenkung zeigt, daß die erste Phase einen aufsteigenden, die zweite einen absteigenden Strom darstellt.

Kurve Nr. 54. Taf. XXI.

Die obere Elektrode befindet sich an dem Äquator, die untere

an dem unteren Querschnitt. Der Strom ist ein umgekehrter: in I. Phase ein absteigender, in II. — ein aufsteigender.

Kurve Nr. 55, Taf. XXI.

Die beiden Elektroden wurden an die Querschnitte angelegt. Die Kurve ist, wie man sieht, ebenfalls eine zweiphasige so wie die vorige.

Fig. 53, Taf. XXI.

Der aufsteigende Strom der ersten Phase dauert 0·0057″; der Strom der zweiten Phase ist ein absteigender und dauert 0·0627″, die ganze Veränderung 0·1140″. Die Höhe der ersten Phase beträgt 15 mm, die der zweiten = 6 mm.

Fig. 54, Taf. XXI.

Der Strom der ersten Phase ist ein absteigender und dauert ungefähr 0·0060″; der Strom der zweiten Phase ist ein aufsteigender und dauert 0·0500″. Die ganze Veränderung dauert 0·1140″.

Kurve 55, Tafel XXI.

Der Strom der ersten Phase ist ein absteigender, wächst während 0·0040″ an und dauert unverändert 0·0060″. Der Strom der zweiten Phase, ein absteigender, dauert 0·0545″.

Die Dauer der elektrischen Veränderung ließ sich an dieser Kurve nicht bestimmen.

Die angeführten Versuche und Kurven und ähnliche an Menschen (Kurven 63, 64, Taf. XXII) und an nicht herausgeschnittenen Froschmuskeln angestellte Experimente berechtigen mich zu der bestimmten Behauptung, daß die Zweiphasigkeit weder von irgend einer Elektrodenaufstellung noch von irgendwelcher lokalen Elektronegativität abhängig ist, wie es Hermann meint, sondern ein allgemeines, die Aktionsveränderungen im Muskel charakterisierendes Merkmal. Die Behauptung Hermann's, daß die erregten Muskelteile sich gegen die unerregten elektronegativ verhalten, ist offenbar auch im Hinblick darauf unrichtig, daß die Erregung nicht nur dann in Muskeln vorhanden ist, wenn diese die erste Phase anzeigen, sondern auch dann, wenn die zweite Phase auftritt, ja sogar dann, wenn die elektrischen Veränderungen schon gänzlich verschwinden, wie es die gleichzeitig ermittelten Kurven einer mechanischen Muskelkontraktion beweisen.

Indem wir also die während eines Aktionszustandes auftretenden Ströme in Betracht ziehen, können wir sie in folgender Weise bestimmen. Wenn ein Erregungzustand von irgend einem Punkte aus

längs einer Muskelfaser fortschreitet, so entsteht in derselben ein Strom von der Richtung der Erregung. Dieser Strom erreicht sein Maximum sehr schnell, besitzt eine große Intensität und nur seiner kurzen Dauer wegen ergibt er keine entsprechende Ablenkung des Galvanometerfadens. Dann nimmt er sehr schnell ab, und an seiner Stelle tritt ein anderer Strom von entgegengesetzter Richtung auf. Dieser dauert viel länger, entwickelt sich allmählich und zeigt keine so große Intensität wie der erste. Bei der Reizung vom Nerven aus entstehen in jeder Faser gleichzeitig zwei entgegengesetzte Ströme, weil die Erregung einer Muskelfaser vom Nervenäquator sich nach beiden Richtungen hin fortpflanzt. Da jedoch die Muskelmasse im unteren Teile des Muskels unter dem Nervenäquator (d. i. unter der Eingangsstelle des Nerven in die Muskelfaser) größer ist, so überwiegt bei der Summierung der Ströme meistenteils die Richtung des unteren Stromes sowohl in der ersten als auch in der zweiten Phase. Der Charakter der Kurven kann jedenfalls in hohem Grade von jener Summierung der Ströme abhängen (siehe Hoffmann).

Die Ableitung vom oberen resp. vom unteren Teile desselben Muskels beweist durch den Charakter der Kurven, daß die Lage des Nervenäquators individuellen Schwankungen unterliegt und an derselben Stelle, wo in gewissen Muskeln bei der Ableitung vom oberen Teile ein aufsteigender Strom in der ersten Phase erzeugt wird, in den anderen Muskeln ein entgegengesetzter entsteht.

Das Latenzstadium der Muskelerregung.

Bei den Versuchen, in denen ich die Geschwindigkeit der Kontraktionswelle, d. h. eigentlich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der elektrischen Änderung bestimmte, wollte ich ebenfalls ermitteln, ob und wie groß das Latenzstadium im Muskel ist, das vom Momente der Reizung einer bestimmten Stelle bis zum Auftreten der elektrischen Änderung fortdauert. Die Berechnung aus den oben angeführten Versuchen (Nr. 42, 43; 44, 39, 40) an *M. sartorius* hat die angenäherten, jedoch nicht konstanten Zahlenwerte ergeben und zwar:

aus den Versuchen 42 und 43 = 0·00131″
" " " 43 und 44 = 0·00195″
" " " 42 und 44 = 0·00276″
" " " 39 und 40 = 0·00294″.

Dieses Stadium wurde nach Abzug der zur Fortpflanzung des

Erregungszustandes von der Reizungsstelle bis zur Ableitungsstelle der oberen, bezw. ersten Elektrode erforderlichen Zeit berechnet. Diese Differenzen überschreiten die wahrscheinliche Beobachtungsfehlergrenze. Es wäre daraus zu folgern, daß das Latenzstadium an verschiedenen Stellen des Muskels verschieden ist, obschon diese Unterschiede in den Grenzen von 0·001 schwanken. Um diese Tatsache näher zu erforschen, stellte ich analoge Versuche mit *M. gastrocnemius* an, den ich vom Nerven aus an zwei Stellen reizte, und leitete in beiden Fällen von einer und derselben Stelle des Muskels ab. Nachdem ich auf diese Weise die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Tätigkeitszustandes im Nerven bestimmt hatte, konnte ich die Fortpflanzungsdauer des Erregungszustandes in dem Nerv ermitteln und mit dem Stadium der latenten Reizung des Muskels bei der Reizung vom Nerven aus vergleichen.

Versuch 20, Kurve Nr. 56 und 57, Taf. XXI.

Latenzstadium: 0·0435″ und 0·00261″,
Unterschied . . . . . . 0·0174″,

so groß war die zur Fortpflanzung durch 4 cm des Nerven erforderliche Zeit. Aus dieser für 4 cm Nervenlänge erforderlichen Fortpflanzungsdauer berechnen wir leicht die Fortpflanzungsgeschwindigkeit und finden, daß sie = 22·9 m, d. i. 1 cm pr. 0·000435″. Wir können daraus die zur Fortpflanzung des Erregungszustandes erforderliche Zeit längs eines 8 cm langen Nerven bestimmen. Dieselbe war 0·00348″ gleich. Durch Vergleich mit dem Latenzstadium (= 0·0435″) an der Kurve finden wir das eigentliche Latenzstadium des Muskels = 0·00087″, vom unteren Teile des Nerven dagegen = 0·00089″; der Unterschied bei diesen zwei Bestimmungen betrug also weniger als 0·0001″. In anderen Versuchen, die zu demselben Zwecke und in gleicher Weise durchgeführt wurden, erhielt ich die folgenden Zahlenwerte: 0·00124, 0·00220, 0·00170, 0·00230, 0·00180, 0·00190, durchschnittlich: 0·00160″; wir sehen, daß die Schwankungen in einzelnen Beobachtungen auch hier ziemlich groß sind. Es folgt jedenfalls aus diesen Versuchen, daß das eigentliche Latenzstadium der Muskelerregung zwischen 0·001″ und 0·0002″ schwanken kann.

Eine noch größere Fallgeschwindigkeit der photographischen Platte und eine noch intensivere Fadenbeleuchtung würden vielleicht die Möglichkeit bieten, noch genauere Resultate zu erhalten.

Es folgt jedenfalls schon aus diesen Versuchen, daß der Muskel nicht im Momente der Reizung, sondern erst nach einem gewissen Stadium der latenten Reizung elektrische Änderungen aufweist.

Eine Ungleichmäßigkeit der angeführten Zahlenwerte rührt zum Teil vielleicht auch daher, weil ich nicht imstande war, den im Muskel durchlaufenden Teil des Nerven auszumessen und die Länge desselben in allen Versuchen der Viertellänge des Muskels gleich annahm. Doch erklärt der dadurch entstandene Fehler noch nicht die erhaltenen Differenzen. Die Schwierigkeit des Abmessens des Latenzstadiums auf den Platten bildet die zweite Fehlerquelle. Dieses konnte nur nach Augenmaß abgeschätzt werden bis auf ein Viertel der kleinen Teilung, doch sind solche Abmessungen selbstverständlich keine genauen. Um hierin wirklich genaue Messungen zu erhalten, wäre es nötig, das Bild der Platten mit Hilfe eines Skioptikons, z. B. zehnfach zu vergrößern, und auf eine mit einer Teilung versehene Leinwand zu werfen, so daß man das Stadium der latenten Reizung in Millimetern ausmessen könnte. Die Berechnungen solcher Art erfordern so viel Zeit, daß ich außer stande war, sie in dieser Form auszuführen, und ich habe mich mit einer angenäherten Bestimmung begnügt.

Die elektrischen Änderungen und die mechanische Kontraktion.

Jetzt gehen wir zu den Betrachtungen über, in welchem Verhältnisse die elektrischen Kurven zu der mechanischen Kontraktion stehen. Zu diesem Zwecke legte ich einen abpräparierten *M. gastrocnemius* auf ein Myographion vom Marey'schen Typus hin; der lange Arm des Hebels befand sich vor dem Spalt des Fallapparates zwischen dem Faden und dem Signal, so daß in den photographischen Aufnahmen der Kurven gleichzeitig folgende Momente zum Ausdruck gelangten: Die Kammertonbewegungen, welche 0·01″ bezeichneten, resp. die Bewegungen eines speziellen Unterbrechers in Abständen von $^1/_{20}$″, die Bewegungen des Signals, welches das Öffnungsmoment des Induktionsapparates aufzeichnete, die Bewegungen des Galvanometerfadens und die Bewegung des Myographionhebels.

Wenn es sich um isotonische Kontraktionen handelte, wurde der Muskel mit einem Gewicht belastet, bei isometrischen wurden das obere und das untere Ende des Muskels fixiert.

Fig. 58, Tafel XXII.

Die Einstellung der unpolarisierbaren Elektroden, die durch Fäden mit dem Muskel verbunden waren, war die folgende:

Elektrode *A* im Abstande = 10 mm vom oberen Muskelende; Elektrode *B* im Abstande = 11 mm von *A* und 7 mm von der Sehne; die Entfernung der Rolle = 30 cm. Die Belastung betrug 5 g, die Kompensation = 640. Ein Quarzfaden vom Widerstand = 2900 Ohm; Empfindlichkeit des Galvanometers = $17 \cdot 10^{-9}$. Da die durch den Aktionsstrom hervorgerufenen Fadenablenkungen sehr bedeutend waren, wurde in den Kreis des Muskelstromes ein Graphitwiderstand = 100.000 Ohm eingeschaltet. Das latente Stadium des Elektromyogramms = 0·0020″, das des Myogramms = 0·0133″. Maximale Ablenkung des Elektromyogramms nach der Zeit = 0·0100″, maximale Ablenkung des Myogramms = 0·0522″, Dauer der ganzen elektrischen Änderung = 0·0900″.

Fig. 59, Tafel XXII.

M. gastrocnemius abpräpariert, jedoch vom Tier nicht abgetrennt. Elektrode *A* neben der oberen Sehne, *B* neben der unteren. Geschwindigkeit der Platte klein; Belastung = 25 g. Entfernung der Rolle = 25 cm. Empfindlichkeit des Galvanometers = $156 \cdot 10^{-10}$. Kompensation = 880. Latenzstadium des Elektromyogramms = 0·005″, das des Myogramms = 0·0520″. Maximale Ablenkung der zweiten Phase = 0·0600″, wonach der Faden und der Hebel des Myographions nach 0·1500″ fast gleichzeitig in die Nullstellung zurückkehren. Diese ein wenig zu lange Kontraktionsperiode hängt vielleicht zum Teil von Belastung, zum Teil von Ermüdung ab, da der Muskel schon früher mehrmals gereizt worden ist.

An den beigelegten zwei Kurven: Fig. 60 und 61 (Tafel XXII) sehen wir, daß nicht nur die die Muskelerregung begleitenden elektrischen Änderungen im Stadium der der mechanischen Kontraktion vorangehenden latenten Reizung auftreten, sondern auch daß die erste Phase in dieser Periode gleichfalls ihr Maximum erreicht. Die zweite Phase, mit einem aufsteigenden Strom, entsteht fast gleichzeitig mit der Entwicklung der mechanischen Zusammenziehung des Muskels und erreicht ihr Maximum mit der maximalen Verkürzung desselben. Dann sinkt mit dem Sinken der mechanischen Kurve gleichzeitig auch der aufsteigende Strom; nachher kehrt der Faden zur Nulllinie zurück, sinkt manchmal sogar auf eine kurze Zeit unter dieselbe.

Dieses Verhältnis ändert sich ein wenig je nach der Reizungs-

stärke, der Belastung und je nachdem wir mit isometrischen oder isotonischen Kontraktionen zu tun haben; im allgemeinen bleibt es jedoch qualitativ stets dasselbe. Solange der Muskel seit dem ersten Reizungsmomente kontrahiert bleibt, müssen wir selbstverständlich alle seine Teile als tätig betrachten. Wir sehen jedoch, wie ich es schon oben erwähnt habe, daß denselben Tätigkeitszustand verschiedene elektrische Änderungen begleiten. In der ersten Periode, während der Muskel noch keine mechanische Änderung aufweist, entsteht der Strom der ersten Phase. Er sinkt, sobald die Muskelkontraktion beginnt (die Muskelteilchen sind also beständig tätig), und ändert in der Periode maximaler Kontraktion nicht nur die Richtung, sondern erreicht auch manchmal eine große Intensität in umgekehrter Richtung. Demnach ist die Behauptung, daß diese Phasen von der Fortpflanzung des Tätigkeitszustandes längs der Muskelfasern abhängen, eine gänzlich unrichtige. Doch wenn die zweite Phase auftritt, wird der ganze Muskel in den Zustand einer Zusammenziehung versetzt, so daß der Tätigkeitszustand den Bereich der zweiten Elektrode schon lange verlassen hat. Übrigens wurde die Kurve Nr. 59, sowie viele andere, bei der Anlegung der Elektroden an die Sehnen erhalten; es befand sich also unter den Elektroden kein tätiges Gewebe überhaupt. Wenn die bisher angeführten Tatsachen und Bemerkungen nicht zu überzeugen vermochten, daß die Theorie der Elektronegativität der tätigen Stellen zu jenen mystischen Konzeptionen zu zählen wäre, die den Fortschritt der positiven Wissenschaft hemmen und mit der Wirklichkeit nichts gemein haben, so müssen, glaube ich, die beigelegten Kurven unbedingt zu dieser Überzeugung führen. Ich lasse hier noch die folgende Zusammenstellung (Tabelle II) folgen, welche einige ähnliche Versuche enthält, und sie diene als Beweis, daß die zwei angeführten Experimente keine Ausnahme bilden.

(Sieh Tab. II, Seite 511).

Die Zeit, in der die erste Ablenkung (die erste Phase) ihr Maximum erreicht, beträgt bei wenig belasteten Muskeln durchschnittlich 0·0045″ seit dem Beginn der Ablenkung. Je mehr ein Muskel belastet wird, um so länger dauert die Anwachsperiode der Ablenkung während der ersten Phase. Wenn wir das Latenzstadium der mechanischen Kontraktion, welches an unseren Kurven 0·01 bis 0·02 beträgt, in Betracht ziehen, sehen wir, daß die erste Phase

TABELLE II.

Die Elektrokardiogramme in Zusammenstellung mit den Myogrammen bei verschiedenen Belastungen. Die Zeit wurde von dem durch das Signal in $^1/_{100000}$″ angezeigten Reizungsmomente berechnet.

Belastung	Elektroden-einstellung	Die Zeit der maximalen Ablenkung der Phase I.	Die Gipfelhöhe der I. Phase in mm.	Die Zeit der maximalen Ablenkung der II. Phase	Die Gipfelhöhe der zweiten Phase	Das Latenzstadium der mechanischen Kontraktion.	Die Zeit des Maximums der mechanischen Kontraktion	Der Ruhestrom	Rollenabstand
				Frosch I.					
5 gr.	A oben B unten	0·0069	10	0·0851	2	0·0253	0·069	—1164	30
15 „	dtto	0·0088	27	0·0924	5	0·0154	0·0825	—1200	25
25 „	dtto	0·0088	14	0·0868	0	0·0154	0·0858	—1000	25
				Frosch II.					
5 gr.	A oben B unten	0·0040	17	0·0722	4	—	—	—334	36
5 „	A Mitte B unten	0·0042	19	0·0704	5	—	—	—281	36
50 „	A oben B unten	0·0033	22	0·0800	2	—	—	—307	36
50 „	A Mitte B unten	0·0040	22	—	—	—	—	—306	36
				Frosch III.					
5 gr.	A oben B unten	0·0042	10	0·0756	2	—	—	—727	25
5 „	A Mitte B unten	0·0044	5	0·0836	1	—	—	—685	25
25 „	A oben B unten	0·0044	15	0·0840	2	—	—	—700	25
50 „	dtto	0·0044	18	0·0777	1	—	—	—625	25
75 „	„	0·0052	10	0·0052 0·0892	2 1	—	—	—646	25
100 „	„	0·0060	12	0·0040 0·1000	2 0	—	—	—668	25
150 „	„	0·0070	10	0·0070 0·0900	2 0	—	—	—665	25
				Frosch IV.					
0 gr.	A von der oberen Sehne 12 mm. B. von der unt. Sehne 7 mm. A v. B=10 »	0·0050	17	—	—			500	23
10 „	dtto	0·0050	4	—	—	0·0225	0·0575	—523	23
60 „	„	0·0070	9	—	—	0·0216	0·0696	—467	23
110 „	„	0·0075	13	—	—	0·0196	0·0744	—561	23

zu der Zeit zustande kommt, zu welcher noch keine anderen Erscheinungen des Tätigkeitszustandes im Muskel auftreten. Wir ersehen gleichfalls aus der obenstehenden Tabelle II, daß die Stromstärke sich in der Regel mit der Belastung jedenfalls innerhalb gewisser Grenzen ändert; sie ändert sich ebenfalls in Abhängigkeit von der Ermüdung. Es ist zwar auch in dieser Hinsicht eine Muskelindividualität gewisser Art anzuerkenen, die jedem Individuum eigen ist, doch ist das Anwachsen der beiden Phasen, insbesondere der zweiten Phase in den meisten Fällen als Ermüdungseffekt zu betrachten.

Dieser Punkt muß allerdings besonders untersucht werden. Ich erwähne dies nur deshalb, weil man schon in diesen Bemerkungen einen unumstößlichen Beweis dafür erblicken kann, daß die elektrischen Erscheinungen in engem Zusammenhange mit dem Zustande des Muskels stehen.

Elektrische Erscheinungen und Assimilation und Dissimilation in den Geweben.

Es fehlt zwar in der Literatur nicht an Bemühungen, die zu erweisen suchen, daß eine Abhängigkeit zwischen elektrischen Erscheinungen und Assimilations- resp. Dissimilationsprozessen besteht. Diese Bemühungen wurden in erster Linie von Hering[1]) und Bernstein schon vor längerer Zeit unternommen; sie liefen jedoch auf allgemeine Behauptungen hinaus, die keinen faktischen Beweis erbrachten, weil sie auf unzureichenden physikalischen Grundlagen beruhten.

Der Grundgedanke der Anschauungen von Evald Hering, der noch im Jahre 1884 ausgesprochen wurde, war, daß die lebendige Substanz kein starres System, sondern sich stetig ändernde Agglomerate der lebendigen Materie bildet. Dieser Hauptgedanke lautet: „Daher stellt diese Substanz nichts Stetiges oder Ruhendes, sondern immer mehr oder minder innerlich Bewegtes dar“. Diese Behauptung ist so allgemein, daß alle Physiologen ihr zustimmen können. Alle werden ohne Zweifel ebenfalls anerkennen, daß in der lebenden Substanz beständig die Assimilations- und Dissimilationsprozesse stattfinden. Doch müssen die weiteren Erörterungen

[1]) „Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz“. Lotos, Jahrbuch für Naturwissenschaft, Bd. IX, Seite 35.

Hering's, wie z. B. seine Behauptung, daß das Gleichgewicht in verschiedenartigen Zuständen der lebenden Substanz mannigfachen Schwankungen unterliegen könnte, noch längere Zeit ein Diskussionsthema bleiben. Denn seine „autonomen und allonomen Zustände des Gleichgewichtes" gehen bisher noch über den Bereich der experimentellen Feststellung hinaus. Übrigens beruht diese ganze Abhandlung ausschließlich auf theoretischen Erörterungen, und der Verfasser gibt sich keine Mühe, seine theoretischen Folgerungen empirisch zu begründen.

Indem der Verfasser annimmt (S. 53), daß die elektrischen „Aktionsströme" mit negativer Schwankung von den chemischen Prozessen in Nerven und Muskeln abhängen, erwägt er dabei nicht, auf welche Weise die chemischen Prozesse elektromotorische Erscheinungen hervorrufen können, warum die Wirkung der elektromotorischen Kraft eine solche und keine andere ist, eben diese und keine andere Richtung hat, wieso und warum die „aufsteigende Änderung" einen anderen elektromotorischen Charakter, als die „absteigende" besitzt, mit einem Worte, gibt Hering kein Schema an, das uns den Mechanismus der Erscheinung selbst zu verstehen oder uns irgendwie vorzustellen gestattete. Hering erhebt gegen Du Bois-Reymond den richtigen Einwand (Seite 50), daß seine Theorie eine „rein physikalische" sei und daß die beobachteten elektrischen Änderungen nirgends mit den chemischen Veränderungen zusammenhängen, sondern als eine Folge der Lageänderungen der Molekeln selbst zu betrachten seien; aber auch er selbst betrachtet dieselben Erscheinungen leider rein theoretisch. Übrigens neigt Hering offenbar zur Hermann'schen Theorie, von der er sich nur in einigen Punkten in Betreff des Elektrotonus und der Polarisation unterscheidet. Man muß jedoch zugeben, daß Hering, obwohl er keine klare Vorstellung von dem elektromotorischen Mechanismus hatte, die elektrischen Erscheinungen in Nerven und Muskeln klar charakterisierte, indem er sie als physikalische Phänomene bezeichnete, „welche uns über die qualitative Seite der Vorgänge in der lebendigen Substanz ebensowenig Aufschluß zu geben vermögen, wie die thermischen Erscheinungen" (Seite 59).

Die Untersuchungen, die ich hier vorführe, zeigen in der Tat, daß die elektrischen Erscheinungen, ähnlich wie die thermischen, nur Begleiterscheinungen der Lebensprozesse sind. Indem wir also in jener Hinsicht mit Hering übereinstimmen, können wir jedoch

uns seiner Ansicht betreffs der Ursachen des Nichtvorhandenseins des Stromes in Nerven und Muskeln im Ruhezustande nicht anschließen. Er meint nämlich, daß die elektromotorische Kraft bei dem gleichen Stoffwechsel sich in allen Teilen im Gleichgewicht hält und nicht zum Vorschein kommt, daß dagegen jede Störung dieses Gleichgewichtes einen Strom hervorruft. Hering ist ferner der Meinung, daß „nicht die veränderte chemische Zusammensetzung diese Alterierung charakterisiert, sondern das veränderte chemische Geschehen, aus welchem sich allerdings veränderte Zusammensetzung ergeben kann“ (Seite 60).

Der Verfasser nimmt, wie ich es schon oben erwähnt habe, die „aufsteigenden und absteigenden Änderungen und den Zustand des Gleichgewichtes“ an. Er setzt voraus, daß die Änderungen in der lebendigen Substanz mit verschiedener Geschwindigkeit und Intensität vor sich gehen können. Jedoch, wenn trotz der Veränderlichkeit der Materie das Gleichgewicht erhalten bleibt, d. h. wenn die auf- und absteigenden Veränderungen mit gleicher Geschwindigkeit vor sich gehen, können wir keine elektrischen Änderungen beobachten. „Jede Verschiedenheit aber in der Geschwindigkeit oder in der Richtung der Änderung bedingt einen ableitbaren Strom“.

Dies ist, nach Hering, das allgemeine Gesetz ebenso für Muskeln und Nerven als auch für die übrigen lebendigen Gewebe. Wie läßt sich nun die Tatsache erklären, daß im lebenden, im Ruhezustande befindlichen, vollständig unversehrten Muskel sich nicht nur Ströme nachweisen lassen, sondern auch eine ganz genau bestimmte Richtung haben? Dasselbe Prinzip wendet Hering auch für den Ruhestrom in verletzten Muskeln an: „Sobald wir dagegen einen Querschnitt am Muskel anbringen, tritt sofort an der Schnittstelle eine raschere absteigende Änderung der Muskelsubstanz ein“. Hier haben wir wiederum mit einer ganz willkürlichen Behauptung zu tun: erstens, es ist von niemand erwiesen worden, daß hier in der Tat eine „absteigende Änderung“ vorkommt; zweitens, angenommen, daß diese „absteigende Änderung“ das Absterben des Muskels sei, wie es aus der Hermann'schen Behauptung folgt, müßte die Stromrichtung eine entgegengesetzte sein. Zu dieser Annahme veranlassen uns Untersuchungen über die Rolle der Membranen in asymmetrischen Verbindungen, die im gegebenen Falle vorkommen würden. Die Hering'sche Theorie erklärt ebenfalls die Aktionsströme nicht, deren Charakter von der Anlegungsart der

Elektroden an Muskel unabhängig ist, wie oben erwiesen wurde. Wir haben oben gesehen, daß die mit Hilfe des Galvanometers von Einthoven ermittelten Kurven ganz ähnlich sind und ihren Charakter nicht ändern, ob wir nun den Strom von zwei Punkten eines Muskels, oder von zwei Sehnen, oder endlich, bei gleicher Elektrodenanlegung, von zwei symmetrischen Muskeln ableiten. Die beobachteten Intensitätsunterschiede des Stromes lassen sich ganz leicht durch die Änderungen in den Ableitungsbedingungen erklären. Wenn diese Ströme unmittelbar von den im Muskel stattfindenden, negativen bzw. positiven Änderungen abhängig wären, müßte die Anlegungsstelle der Elektroden unfehlbar einen Einfluß auf den Kurvencharakter haben. Übrigens sind die Hering'schen Vorstellungen über die Entstehungsbedingungen der Ströme den Hermann'schen nahe verwandt.

An einigen Stellen der obengenannten Abhandlung äußert sich Hering in gleicher Weise wie Hermann: „Der Querschnitt verhält sich negativ zur Längsoberfläche des Muskels". Diese Behauptung enthält die stillschweigende Voraussetzung, als ob wir in diesen Fällen mit irgend einer Äußerung der statischen Elektrizität zu tun hätten.

Der ganze Sachverhalt wird von Hering sehr bedeutend durch die Aufstellung der Hypothese kompliziert, daß in den lebendigen Geweben verschiedene Grade der Dissimilation und Assimilation vorhanden sind und daß von dieser Graduität die im ruhenden oder im tätigen Zustande beobachteten Spannungsunterschiede der Ströme abhängen. Das in meiner vorigen Abhandlung angeführte Beispiel einer künstlichen Faser, welche bei Ableitung von dem Querschnitt und der Längsfläche einen ganz dem Muskel- bzw. Nervenstrome analogen Strom erzeugt, obwohl wir in diesem Falle weder mit Leben noch mit Absterben, weder mit positiven noch mit negativen Vorgängen im Stoffwechsel, sondern mit einfachen, leicht und genau analysierbaren physikalischen Bedingungen zu tun haben, dieses Beispiel macht, meiner Meinung nach, solche komplizierte und unkontrollierbare Theorien, wie die Hering'sche, ganz überflüssig.

Für Physiologen, glaube ich, soll dasselbe Gesetz maßgebend sein, das man als solches in allen übrigen Wissensgebieten anerkannt hat, nämlich daß die zur Erklärung der Vorgänge aufgestellten Hypothesen vor allem möglichst einfach sein sollen.

Indem ich von der Frage absehe, ob und inwiefern die Hering'sche Theorie den Tatsachen entspricht, muß ich zugeben, daß er der erste war, der den Gedanken ausgesprochen hat, daß die in Nerven und Muskeln beobachteten Ströme vom Stoffwechsel abhängen und daß die eine Richtung mit der Dissimilation, die andere mit der Assimilation zusammenhängt. Die erste Richtung betrachtet Hering, wie es mir scheint, als negativ, die andere als positiv. Doch schafft Hering, wie ich es oben erwähnt habe, kein Bild vom Mechanismus der Stromentstehung und führt weder Tatsachen noch Analogien an, die auf diesen Zusammenhang der Ströme mit Stoffwechsel hinweisen würden.

Ein zweiter Forscher, der die elektrischen Ströme in den Geweben mit dem Stoffwechsel in Zusammenhang bringt, ist Bernstein[1]). Obschon er die negative Schwankung als einen Ausdruck der in Muskeln und Nerven vorkommenden chemischen Prozesse ansieht, verliert er sich zu sehr in Einzelheiten und Konstruktionen, die weder mit Chemie noch mit Physik etwas zu tun haben. Nach seiner Theorie ist der erste Teil der negativen Schwankung ein Ausdruck „des oxydativen Spaltungsprozesses", der zweite eine „Assimilierung des disponiblen O und der oxydablen Atomgruppe" (Seite 368). Die elektrischen Erscheinungen seien eine Funktion der ausgelösten chemischen Energie, wobei der „Restitutionsprozeß" die zweite Phase bedingt. Auch hier finden wir in der ganzen Darstellung nicht die leiseste Andeutung, was der Verfasser als unmittelbare Quelle der beobachteten elektrischen Erscheinungen betrachtet. Aus dem Grundgedanken dieser Abhandlung wäre nun zu schließen, daß als Quelle der elektrischen Erscheinungen bloß die chemische Energie oder, besser gesagt, chemische Prozesse, die in den Geweben stattfinden, zu gelten haben.

Ziemlich oft begegnen wir dieser allgemeinen Ansicht, daß die chemische Energie resp. die chemischen Prozesse Quelle der elektrischen Energie seien. Leider habe ich noch nirgends eine Erklärung gefunden, wie sich die Autoren diesen ganzen Sachverhalt vorstellen. So viel ich weiß, verliefen alle von Physikern und Chemikern angestellten Experimente, die nachweisen sollten, daß bei chemischen Reaktionen irgend welche Potentialänderungen stattfinden, erfolglos.

1) Pflüger's Archiv, 67. Bd., S. 344.

Die in vorigem Jahre von Haber[1]) veröffentlichte Arbeit ist die einzige, die positive Resultate verzeichnen kann. Haber trieb flüssiges Kalium resp. Schmelze vom Natrium und Kalium durch eine Kapillare hindurch und zeigte, daß die in der Nähe des herabfallenden Kaliumtropfens befindliche Elektrode sich positiv auf das Potential von 1 Volt aufladet. Wenn man dagegen das Kalium in einer Wasserstoff- resp. Stickstoffatmosphäre durchpreßt, weist das Elektrometer keine Ablenkung auf. Wir hätten in diesem Falle in der Tat mit einer auf der Elektrode während der Oxydation auftretenden Ladung, allerdings in einer gasförmigen Atmosphäre, zu tun. Haber selbst erklärt, daß das Auftreten dieses Phänomens in einer Lösung unmöglich sei. Wenn während einer chemischen Reaktion elektrische Änderungen auftreten, so wird der entstehende Strom durch Konzentrationsunterschiede der Ionen hervorgerufen; mit anderen Worten: eine chemische Reaktion führt die Bildung einer Flüssigkeitskette herbei. Diese Flüssigkeitskette kann infolge einer gewissen Asymmetrie von zwei entgegengesetzten Seiten, oder infolge der Gegenwart der Membranen und Scheidewände, wie es aus den Versuchen von Tschagovetz, Brünings und Bernstein und den meinigen hervorgeht, einen bedeutenden Einfluß auf die Stromstärke ausüben.

Ich habe in meiner vorigen Arbeit das Zusammenschaltungsschema mehrerer Elemente zu einer Batterie angeführt. Eine ähnliche Kombination ist auch von Tschagovetz angegeben worden; nur Brünings allein leugnet die Existenzmöglichkeit einer solchen Batterie, weil die Flüssigkeitsketten, seiner Meinung nach, keine geschlossenen Elemente ohne Metall bilden könnten.

Da Brünings von dieser Voraussetzung ausgeht und die Beobachtung gemacht hat, daß die gewöhnlichen Flüssigkeitsketten bei asymmetrischen Verbindungen sehr starke Ströme erzeugen können, bezeichnet er diese Verbindungen mit einem besonderen Namen: „diosmotische Ketten". Da er zur Begründung der Kettenklassifikation von einer falschen Behauptung ausgeht, gelang es ihm ebensowenig wie seinen Vorgängern, obwohl er auf experimentellem Gebiete zu den nüchternsten Forschern zählt, eine klare Theorie der elektrischen Ströme aufzubauen. Brünings erblickt den Haupt-

[1]) Haber, Elektronenemission bei chemischen Reaktionen. Physik. Zeitschr., 1911, S. 1035.

beweis, daß der Muskelstrom von derselben Art sei, wie seine „diosmotischen Ketten", darin, daß der Muskelstrom durch ein Muskel- resp. Nervengewebe mit Ausschluß von metallischen Leitern gleich seinen „diosmotischen Ketten" geschlossen werden kann.

Um den Nachweis zu führen, daß diese Behauptung jeder Grundlage entbehrt und daß ein solcher Unterschied zwischen irgend welchen Ketten weder besteht noch bestehen kann, sei es mir gestattet, Herrn Brünings daran zu erinnern, daß Doležalek und Krüger[1]) noch im Jahre 1906 ein spezielles Galvanometer konstruiert haben, das zur Demonstration des stetigen Vorhandenseins eines Stromes im geschlossenen Kreise der Flüssigkeitsketten dienen sollte. Angesichts dessen müssen wir die Brünings'sche Behauptung als unbegründet betrachten. Neben dieser unrichtigen Voraussetzung findet man in der Brünings'schen Arbeit viele richtige Bemerkungen und Beobachtungen, wie z. B. auf Seite 426[2]), daß infolge der Entstehung einer Diffusion von Säuren eventuell anderen Zerfallsprodukten des Muskels kein Strom zustande kommen kann, solange die Anordnung symmetrisch bleibt.

Jedoch in einer späteren Abhandlung[3]) spricht Brünings (auf S. 426) auf Grund mehrerer Versuche über diosmotische Ketten den Beschaffenheiten der Elektrolyte jede Bedeutung ab und schreibt die elektromotorische Kraft ausschließlich den zwischen elektrolytischen Lösungen sich befindenden porösen Substanzen zu. Diese Behauptung scheint mir vollständig unbegründet zu sein, da in einer oben zitierten, von mir und Borkowski durchgeführten Arbeit, mit vollkommener Genauigkeit erwiesen wurde, daß die in diesen Verbindungen entstehende elektromotorische Kraft als Folge veränderter Verhältnisse in den Ionenwanderungen in verschiedenen Membranen zu betrachten ist.

Obwohl Brünings kein Schema angibt, wie er sich die Anwendung seiner „diosmotischen Kette" zur Erklärung der Ströme in Geweben vorstellt, lokalisiert er jedoch „die elektromotorische Wirksamkeit in der Struktur der Fibrillen", was mit meiner Ansicht vollständig übereinstimmt.

[1]) Doležalek und Krüger, Vorlesungsversuch zur Demonstration der Ungültigkeit des Spannungsgesetzes für Elektrolyte. Zeitschrift für Elektrochemie, Bd. XII, Seite 669, 1906.

[2]) Pflüger's Arch., 98.

[3]) Pflüger's Arch., Bd. 117, 1907.

In der vorigen Abhandlung[1]) wiederholt Brünings buchstäblich meine Theorie vom Jahre 1898: „die äußere Oberflächenschicht ist fortwährend elektrisch geladen; gleich stark und entgegengesetzt wie die innere“, erwähnt aber mit keinem Worte, daß irgend jemand diesen Gedanken schon früher ausgesprochen[2]) hat.

Es wäre aus den Abhandlungen der übrigen Forscher noch die Arbeit von Oker-Bloom zu erwähnen; um mich zu rechtfertigen, daß ich von dieser Arbeit weder gesprochen noch zu sprechen die Absicht habe, führe ich die Meinung Brünings an, der die erwähnte Abhandlung in folgender Weise charakterisiert: „unsicher definierte Versuche, unerzwungene Hypothesen sind so miteinander verflochten, daß ich auf das Original verweisen muß“ [3]) (Seite 260).

Wenn wir uns vergegenwärtigen, daß die in die Physiologie eingeführten Begriffe der „Elektronegativität“ und „Elektropositivität“ jeder physikalischen Grundlage entbehren und daß sie ein für allemal abgeschafft werden müssen, so müssen wir die in Muskeln resp. in anderen Geweben beobachteten Erscheinungen klar erfassen und mit physikalischen Begriffen in Einklang bringen. Ist der Strom schon einmal da, so muß auch die Quelle der elektromotorischen Kraft irgendwo sowohl im ruhenden als auch im tätigen Muskel vorhanden sein. Der Ruhestrom hängt, wie ich es in der vorigen Abhandlung nachzuweisen suchte, aller Wahrscheinlichkeit nach einerseits von der Muskelkonstitution und von der Faserzusammensetzung aus einer inhomogenen Substanz, anderseits von deren Hüllen ab. Die Faseranordnung stellt in gewissem Sinne eine Reihe von Flüssigkeitsketten in ihrer unsymmetrischen Verbindung dar und bringt die für die Muskeln charakteristische Polarität hervor; die Hüllen dagegen bewirken, daß an jeder Hülle eine Doppelschicht von Ionen entsteht: die positiven auf der Oberfläche, die negativen im Innern. Dagegen ist die Erklärung der Muskelaktionsströme in der Struktur der Fasern, in derjenigen Organisation, welche dieselben in gewissem Sinne zu einer Batterie der Flüssigkeitsketten macht, zu suchen.

Ein mit der Versetzung des Muskels in den tätigen Zustand

[1]) Pflüger's Archiv, Bd. 98, Seite 241.

[2]) Versuch einer Theorie. Anzeiger d. Ak. d. Wissenschaft in Krakau.

[3]) Pflüger's Archiv, Bd. 98, Seite 2.

entstehender Strom kann lediglich vom Auftreten irgend welcher Konzentrationsunterschiede und von der dadurch hervorgerufenen Diffusion herrühren: im Falle der Phase I gehen die positiven Ionen den negativen voran, im Falle der Phase II — umgekehrt.

Ich betrachte die Erregung eines Moleküls der lebendigen Substanz als ein ihre chemische Zersetzung (Dissimilation, Katabolismus) herbeiführendes Moment. Diese chemische Zersetzung ruft die Entstehung neuer Substanzen, die in der Umgebung fehlen, hervor. Diese Substanzen unterliegen selbstverständlich einer Ionisation und diffundieren in die Umgebung. Da die Geschwindigkeiten der Ionen verschieden sind, ferner, da die Wände in Querrichtung verschiedene Durchlässigkeit für die Ionen besitzen, so legen sich diese im Erregungsmomente, sobald die chemische Zersetzung eintritt, sofort zu einer Doppelschicht zusammen; dabei zeigt die Stromrichtung, daß die positiven Ionen den negativen vorangehen. Daher erhalten wir bei Ableitung einen absteigenden (adterminalen Strom).

Mit dem Auftreten derselben Änderung in den folgenden Faserabschnitten, mit fortwährender Vergrößerung des Ableitungsbereiches, wird auch die Stromstärke größer, wie wir es an einer Reihe von Versuchen gesehen haben; doch ist der Strom auch im kleinsten Abschnitte ziemlich stark, d. h. erreicht in einem jeden Elemente eine bestimmte Intensität. Faßt man das Stromauftreten ins Auge, so macht dieser Prozeß, wie ich schon mehrmals erwähnt habe, den Eindruck einer momentanen Explosion, die nach einem latenten Stadium plötzlich erfolgt. Wir sehen nun, daß der Verlauf der ersten Phase den mit Differentialrheotom ermittelten Resultaten gar nicht entspricht. Wir ersehen gleichfalls aus der negativen Schwankung des Fadens im Saitengalvanometer, daß nicht dieser Strom allmählich verschwindet, sondern daß wahrscheinlich ein entgegengesetzter Strom sehr rasch entsteht, der eine entgegengerichtete Fadenablenkung als zweite Phase hervorruft. Ich habe mehrere Beweise oben dafür angeführt, daß diese Phase von der Anlegungstelle der zweiten Elektrode absolut unabhängig ist.

Dieses Auftreten eines entgegengerichteten Stromes zu einer bestimmten Zeit spricht dafür, daß der Strom der ersten Phase als Folge der Dissimilation, der zweite, entgegengesetzte Strom als Folge eines umgekehrten biochemischen Prozesses — der Assimilation — betrachtet werden kann. Dies stimmt in der Tat da-

mit überein, daß dieser Strom eine Ruhestromrichtung wenigstens in dem vorwiegenden (unteren) Muskelteile hat.

Die erste Tatsache, d. h. die Dissimilation, muß als ein mit Säurenentstehung, demnach mit Wasserstoffion zusammenhängender Vorgang betrachtet werden; das zweite Stadium, worauf die Alkalinität fast aller im Ruhezustande befindlichen Gewebe hinweist, entspricht dagegen den basischen Verbindungen, demnach der Verbindung HO, d. h. den beiden Ionen, die die größte Wanderungsgeschwindigkeit haben.

Um mich zu überzeugen, daß eine plötzliche chemische Änderung: Ansäuerung resp. Alkalisierung, in der Tat schnelle Schwingungen des Zweiphasenstromes ergeben und eine einen Strom einmal in der einen, ein andermal in der anderen Richtung erzeugende Kette herstellen kann, habe ich einen Versuch in folgender Weise angestellt: Drei Paraffinkammern, deren mittlere von der einen seitlichen nur durch ein Stück Filtrierpapier, von der anderen dagegen durch zwei Stücke Filtrierpapier und eine Gelatinschichte abgetrennt war, wurden mit Wasser gefüllt; beide seitlichen Kammern wurden durch unpolarisierbare Elektroden mit dem Galvanometer verbunden. Dann wurden zwei oberhalb der mittleren Kammer befindliche Birkenpilzplatten mittels einer speziellen Einrichtung an zwei oberhalb der Kammern aufgestellten Exzentriken befestigt. Die eine von diesen Platten tränkte ich mit $^1/_4$ n Schwefelsäurelösung, die andere mit $^1/_2$ n Kalilaugelösung.

Bei schneller Umdrehung des Zylinders mit den Exzentriken tauchte in die mittlere Kammer zuerst die Platte mit der Säure und gleich darauf, nämlich nachdem dieselbe die Kammer verlassen hatte, die Platte mit der Lauge ein, worauf die beiden Platten sich oberhalb der Kammer aufstellten. Beim Photographieren des entstandenen Stromes erhielt ich eine zweiphasige Ablenkung: die erste als Phase I, die zweite als Phase II, da bei dieser Anordnung die Stromrichtung vorauszusehen war. (Siehe Fig. 62, Taf. XXII).

Wir sehen nun, daß die oben ausgesprochene Vermutung ihre Begründung und Bestätigung findet in diesem Experimente, welches uns zeigt, daß die chemischen Veränderungen mittelbar Quelle sogar ziemlich starker Ströme sein können, wenn nur diese Veränderungen in asymmetrischen Verbindungen stattfinden.

Wenn auch der angeführte Versuch verhältnismäßig grob, oder besser gesagt, im Vergleich mit den Muskeln makroskopisch war,

so war die Ablenkung jedoch genug groß und erfolgte in ziemlich kurzer Zeit (in 0·12″). Ein analoger Vorgang kann selbstverständlich viel schneller vor sich gehen und eine größere Stromstärke darstellen, wenn es in mikroskopischen Räumen und zugleich in einer unendlich großen Anzahl ähnlicher Kammern stattfindet.

Ich habe oben erwähnt, daß Hering, Bernstein und andere Forscher einen Zusammenhang zwischen den elektrischen Erscheinungen und dem Stoffwechsel in der lebendigen Substanz zu entdecken oder besser festzustellen suchten. Wenn diese Bemühungen erfolglos geblieben sind, so war es eine Folge davon, daß die genannten Forscher ihre richtige Annahme auf Tatsachen und Hypothesen zu stützen und zu gründen suchten, die weder in der Chemie, noch in der Physik berechtigt erscheinen. Allerdings muß ich beiden Forschern insofern Recht geben, als ihre Gedankenkonstruktionen zu jenen Zeiten entstanden sind, wo die Grundlagen der Elektrochemie noch zu wenig erforscht waren, um als Basis für die aufgestellten Theorien zu dienen.

Der soeben angeführte Versuch mit Kalilauge und Schwefelsäure stellt eine so große Analogie mit den Aktionsströmen der Muskeln dar, daß es meiner Ansicht nach absolut unmöglich ist zu behaupten, daß elektrische Ströme in lebendigen Geweben irgend eine andere Quelle als die durch den tätigen Zustand hervorgerufenen Konzetrationsunterschiede haben, ohne den Mechanismus der Stromentstehung in den Geweben näher zu erklären. Cremer[1]) teilt auch diese Meinung und sagt, „daß sämtliche tierisch-bioelektrische Erscheinungen als durch Elektrolytketten bedingt betrachtet werden können“.

Die schon gegenwärtig so ausgedehnte Elektrokardiographie hat, abgesehen von ihrer Bedeutung für Pathologie und für Untersuchungen der Herzfunktionen überhaupt, noch von einem Standpunkte aus an Wichtigkeit gewonnen. Sie liefert den Beweis, daß, wo immer eine Muskeltätigkeit in dem Organismus stattfinden mag, elektrische Ströme entstehen, die sich über den ganzen Organismus ausbreiten. Ungeachtet der klaren Tatsache, daß die Elektroden bei Ableitung vom rechten Arm und vom linken Bein nicht an das Herz angelegt werden, daß ferner weder der Arm

[1]) Nagel's Handbuch d. Physiol., Bd. IV, Hälfte II, S. 878.

noch das Bein mit dem Herzen in unmittelbare Berührung kommen, spukt leider immer noch die Hermann'sche Elektronegativität in fast allen Arbeiten. Dieser Begriff ruft in diesem ganzen Wissensgebiete eine solche Verwirrung hervor, daß man ruhig sagen kann, daß etwas Ähnliches in keinem anderen Wissensbereiche zu finden ist.

Die Untersuchungen [1]) von Dr Eiger haben gezeigt, daß in dem Herzen dieselben Verhältnisse bestehen, wie sonst in den Muskeln. Diese Untersuchungen haben erwiesen, daß die ermittelten, für Herzbewegungen charakteristischen Kurven zum Teil von dem Ausbreiten des Tätigkeitszustandes in der Herzkammer mittels der Tavarafasern (conf. Einthoven), ähnlich wie es bei der mittelbaren Reizung vom Nerven aus geschieht, zum Teil wieder von der entgegengesetzten Phase und schließlich von dem besonderen Zustande des Herzmuskels auf der Höhe der mechanischen Kontraktion abhängen, in welcher das Herz einen absteigenden und nur in pathologischen Ausnahmsfällen einen aufsteigenden Strom darstellt (Zacke T).

Der Begriff der Elektronegativität wird also auch hier ganz überflüssig angesichts der Tatsache, daß es vom Herzen aus sich über den ganzen Organismus ausbreitende Ströme gibt, daß ferner die Quelle der elektromotorischen Kraft im Herzen selbst zu suchen ist, daß endlich der durch das Galvanometer angezeigte Strom eine Nebenschließung der im Organismus vorhandenen Ströme ist; derselbe weist zugleich die in jedem Momente bestehenden Potentialunterschiede zwischen zwei Punkten unseres Körpers, z. B. zwischen Arm und Fuß, auf. Dadurch scheint mir die Polemik mit Hermann darüber überflüssig zu werden, daß ganz analoge Ströme auch bei künstlich oder willkürlich hervorgerufenen Muskelkontraktionen entstehen können, daß auch der „Willkürversuch" von Du Bois-Reymond ein Ausdruck solcher Aktionsströme ist, welche sich summieren, indem sie einen absteigenden Strom an einer gereizten resp. willkürlich erregten Extremität ergeben.

Daß der Strom im Du Bois'schen Willkürversuche nichts mit Drüsenströmen zu tun hat, beweist:

[2]) Die physiologischen Grundlagen der Elektrokardiographie: in den Abhandlungen der Akad. d. Wiss. zu Krakau, Mathem.-naturw. Klass, Band 51, Serie B, 1911).

1) Der Charakter des Stromes selbst, d. i. dessen Rhythmus, den wir an den Kurven sehen [siehe: Piper[1]), Cybulski[2]],

2) Die Tatsache, daß in diesem Falle immer ein absteigender Strom entsteht, d. h. daß der tätige Arm, nach der Hermannschen Terminologie elektropositiv wird. Wäre dies eine Folge der Drüsentätigkeit, wie es Hermann seinerseits versicherte, so müßte doch der Strom ein aufsteigender sein.

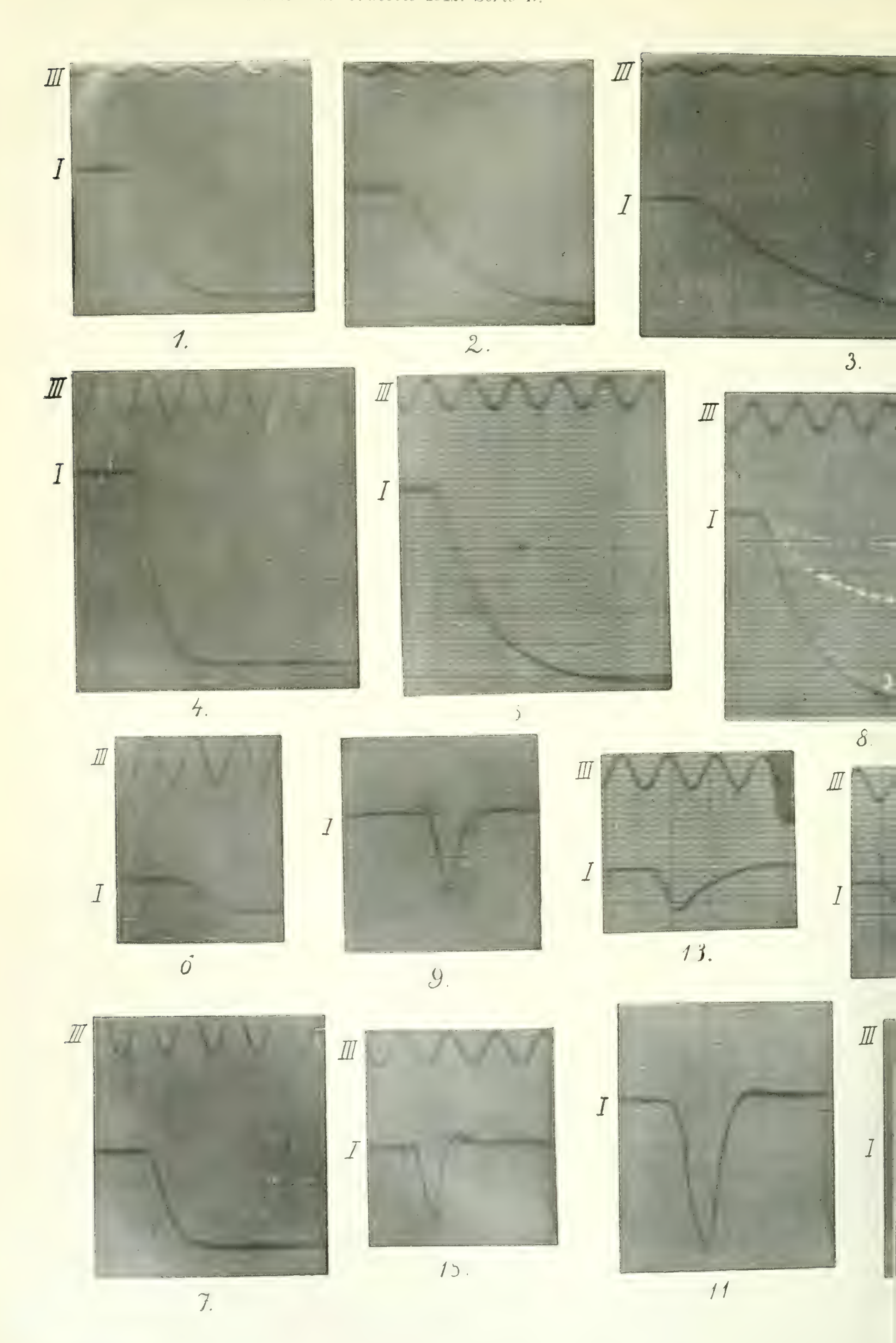
Es ist mit diesem den „Willkürversuch" charakterisierenden Strome etwas Merkwürdiges geschehen. Diesen Strom hat, wie oben erwähnt wurde, zuerst Du Bois-Reymond beobachtet. Wie ein solcher Forscher sich betreffs der Stromrichtung irren könnte, ist schwer zu begreifen. Es ist aber vollständig unbegreiflich, wie die späteren Forscher z. B. Rosental und Biedermann nicht nur in den Beschreibungen dieser Versuche, sondern auch in ihren Zeichnungen die Stromrichtung falsch angeben konnten. Hat denn keiner von ihnen diesen Versuch wiederholt?

Es läßt sich leicht nachweisen, daß man unter gegebenen Bedingungen hauptsächlich mit Muskelströmen zu tun hat. Zu diesem Zwecke stellen wir den folgenden Versuch an:

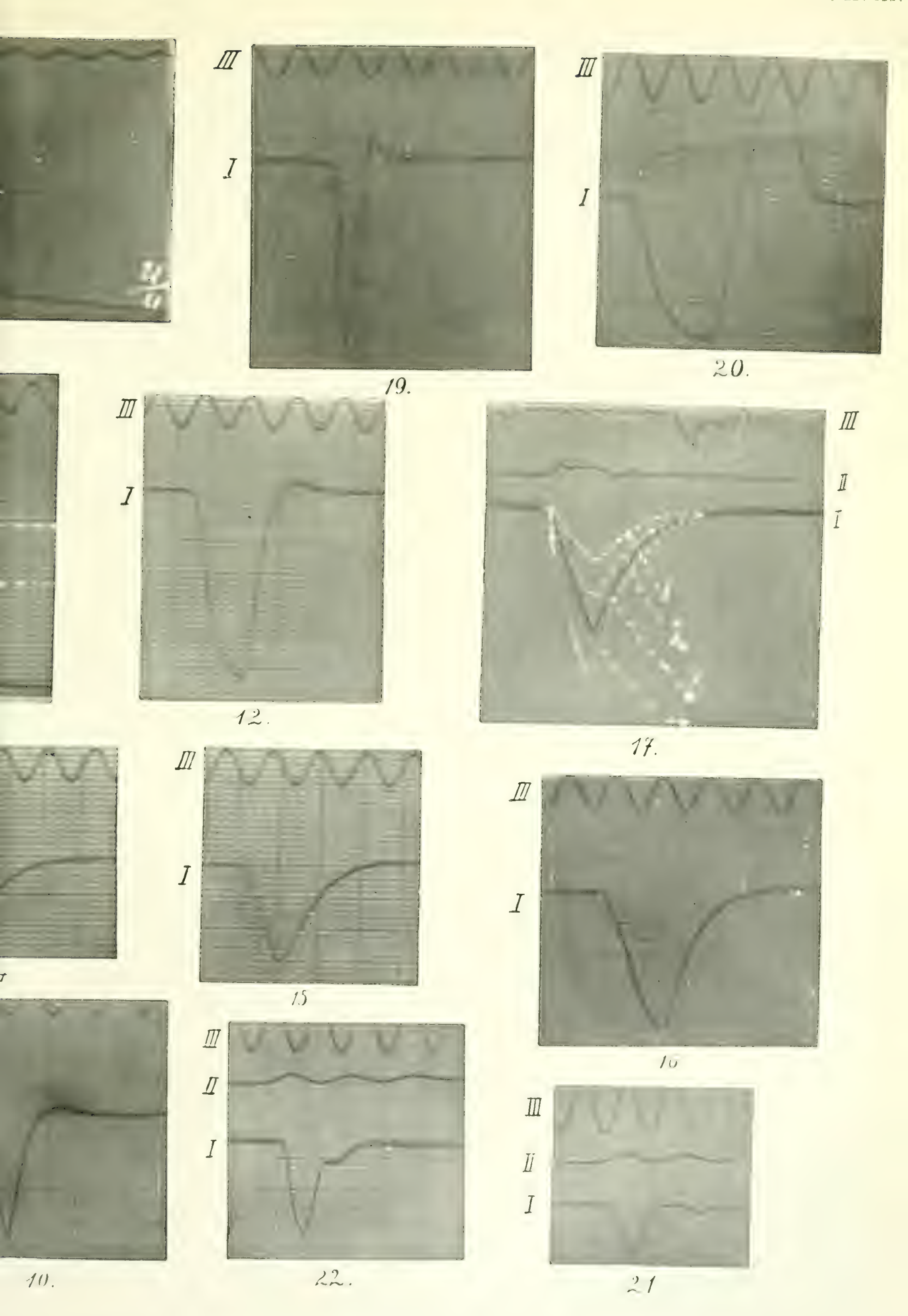
Nach Abpräparierung des *N. ischiadicus* bindet man das Froschfüßchen an der Verdickung des Unterschenkels und an der Sehne mit den mit Salz resp. Brunnenwasser getränkten Fäden um, ohne die Haut zu entfernen; die Fäden werden mit den zum Galvanometer ableitenden Elektroden verbunden. Reizt man jetzt den Nerven, so treten sowohl bei Einzelreizung als auch bei Tetanus entweder einzelne Zweiphasenströme oder eine Reihe nacheinanderfolgender Seitenschwingungen auf, die gleichzeitig auf ein Übergewicht des absteigenden Stromes hinweisen. Wird dann die Haut entfernt und in gleicher Weise der Strom vom Unterschenkel abgeleitet, so erhält man bei Reizung ganz gleiche, nur bedeutend stärkere Ströme. Dieselben werden noch stärker, wenn man sie an denselben Stellen vom *M. gastrocnemius* nach Abtrennung vom Unterschenkel ableitet (Siehe Tafel XXII: 65, 66, 67). Es ist klar, daß, wenn der Unterschenkel mit der Haut bedeckt war, die unter der Haut befindliche Lymphe und die Haut selbst als ein Nebenschluß für die Muskelströme dienten: im Ruhezustande für die Ruheströme, in dem tätigen — für die Aktionsströme. Die bei

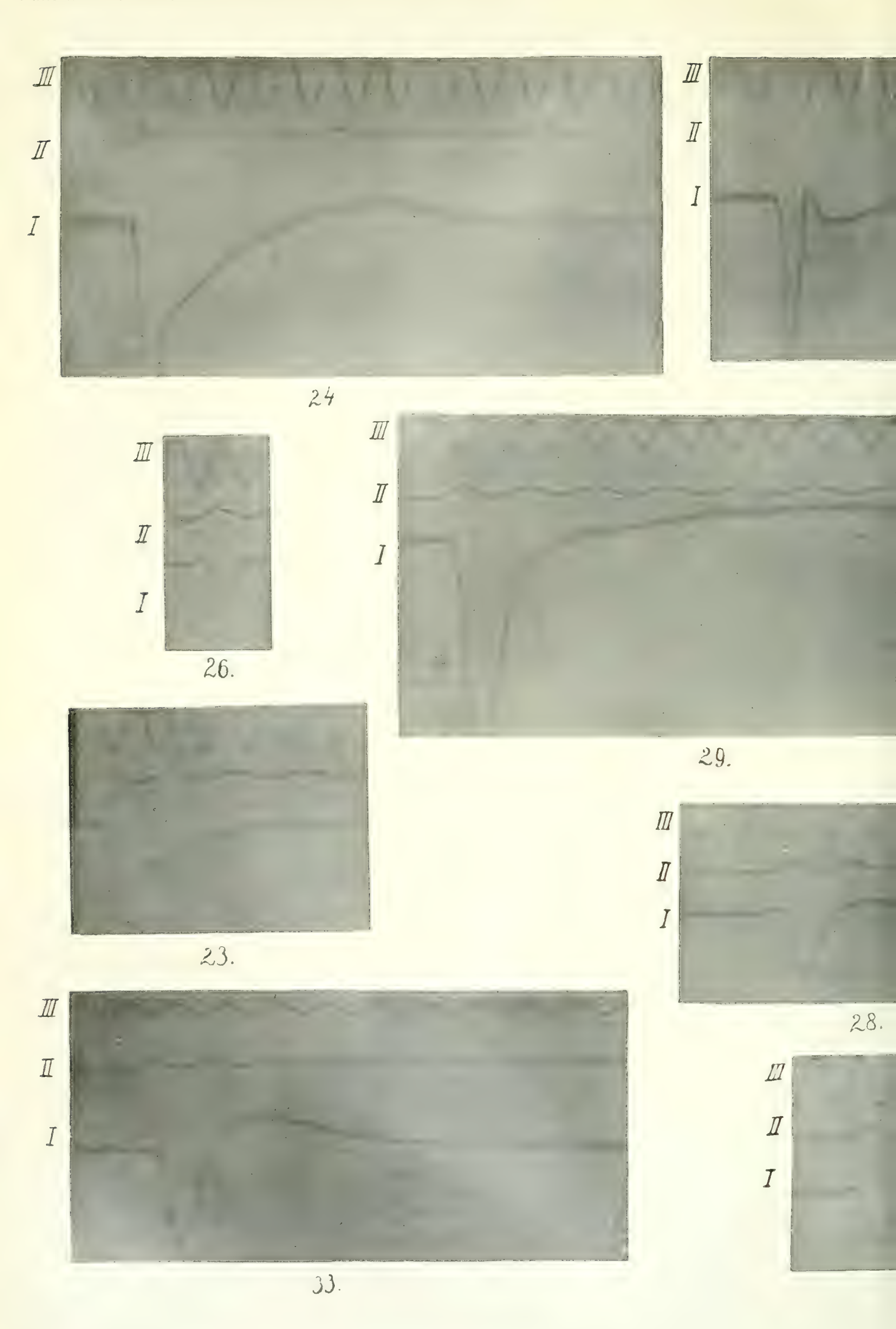
[1]) Piper: Zeitschrift f. Biologie, 1908, **50**, 393—420).

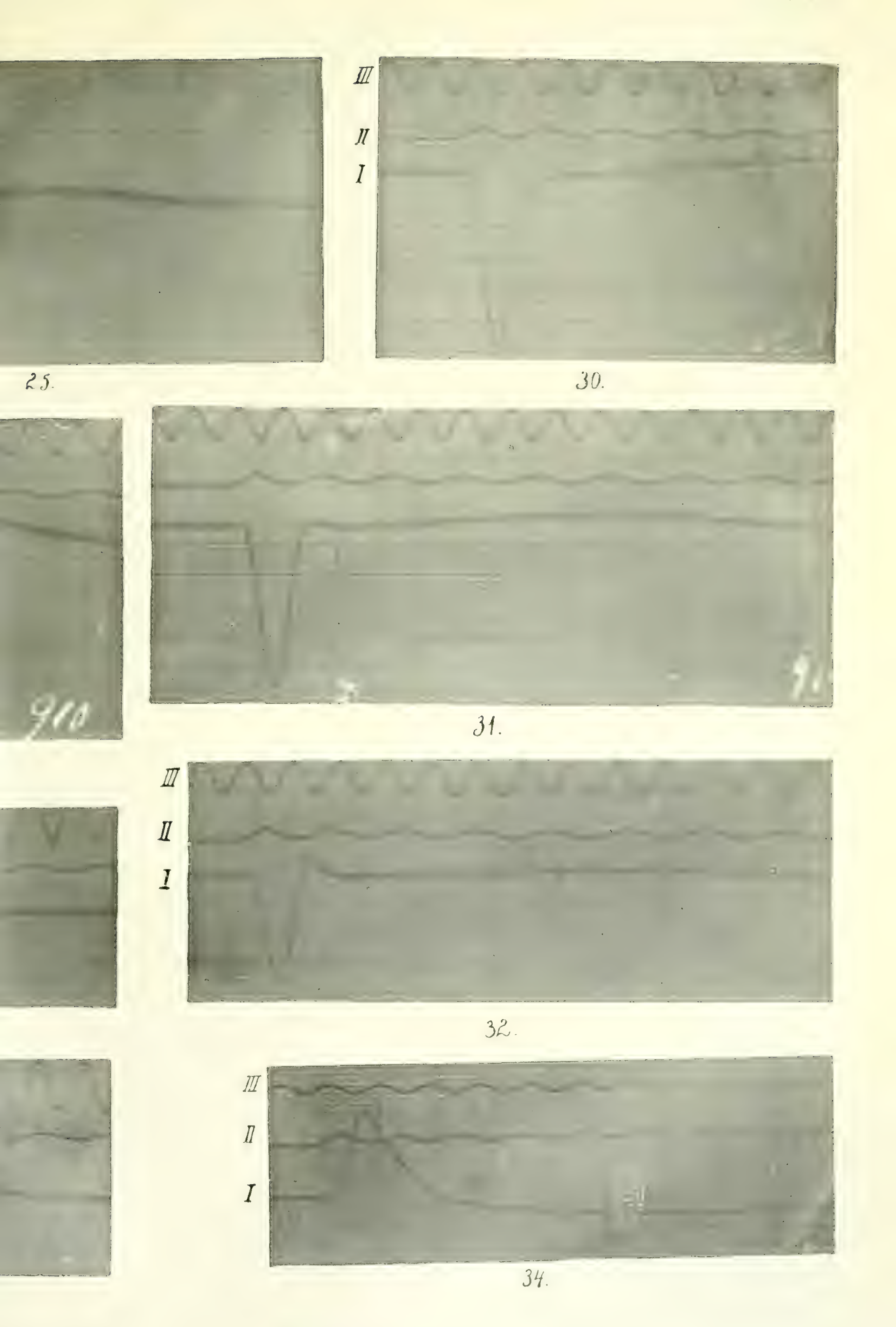
[2]) Wiener Medizinische Wochenschrift, 1910, Nr. 34.



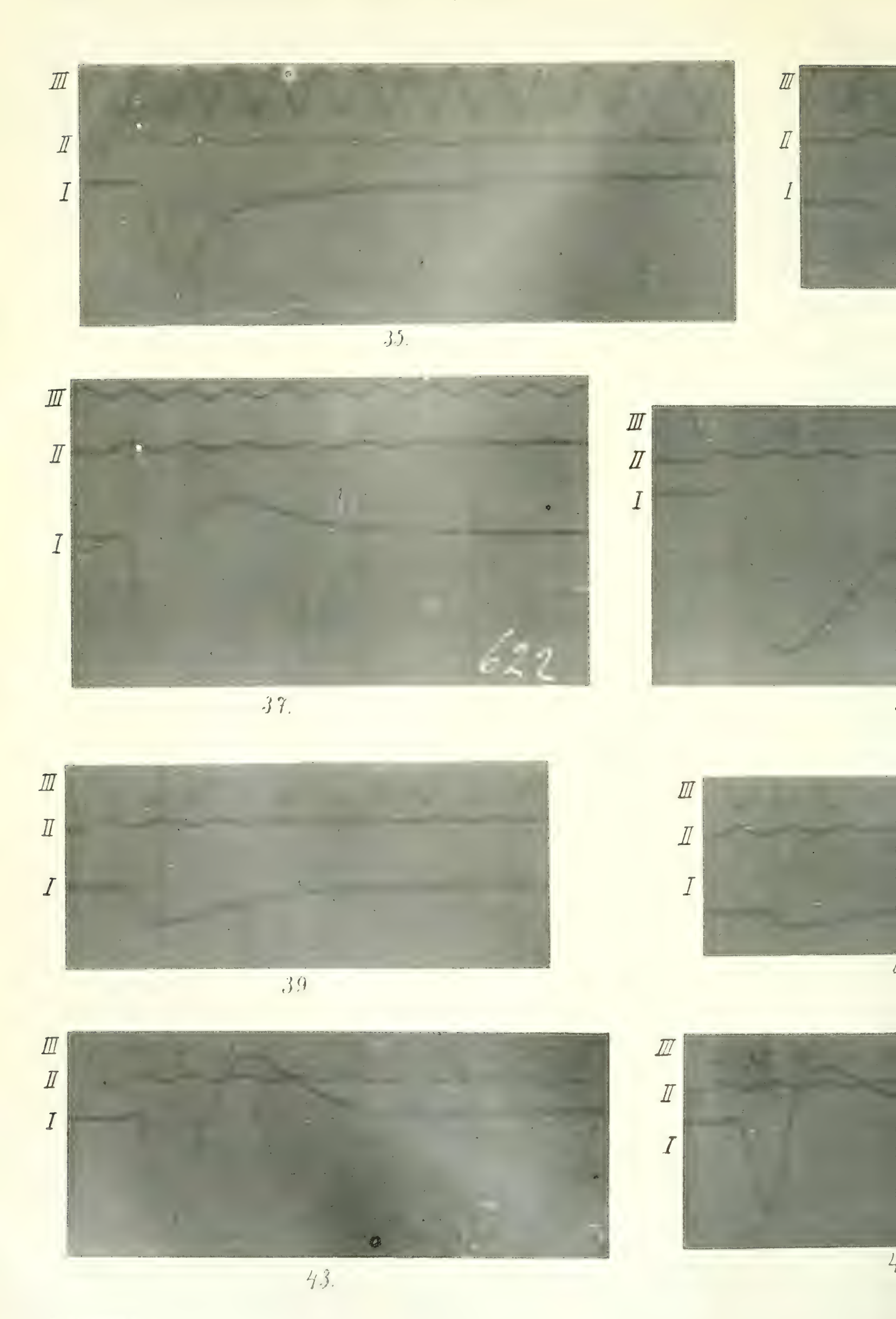
N. Cybulski.


III
I
19.
III
I
20.
III
I
12.
III
II
I
17.
III
I
15
III
I
16
10.
III
II
I
22.
III
II
I
21


III
II
I
24
III
II
I
III
II
I
26.
III
II
I
29.
23.
III
II
I
III
II
I
28.
III
II
I
33.



25. 30. 31. 32. 34.

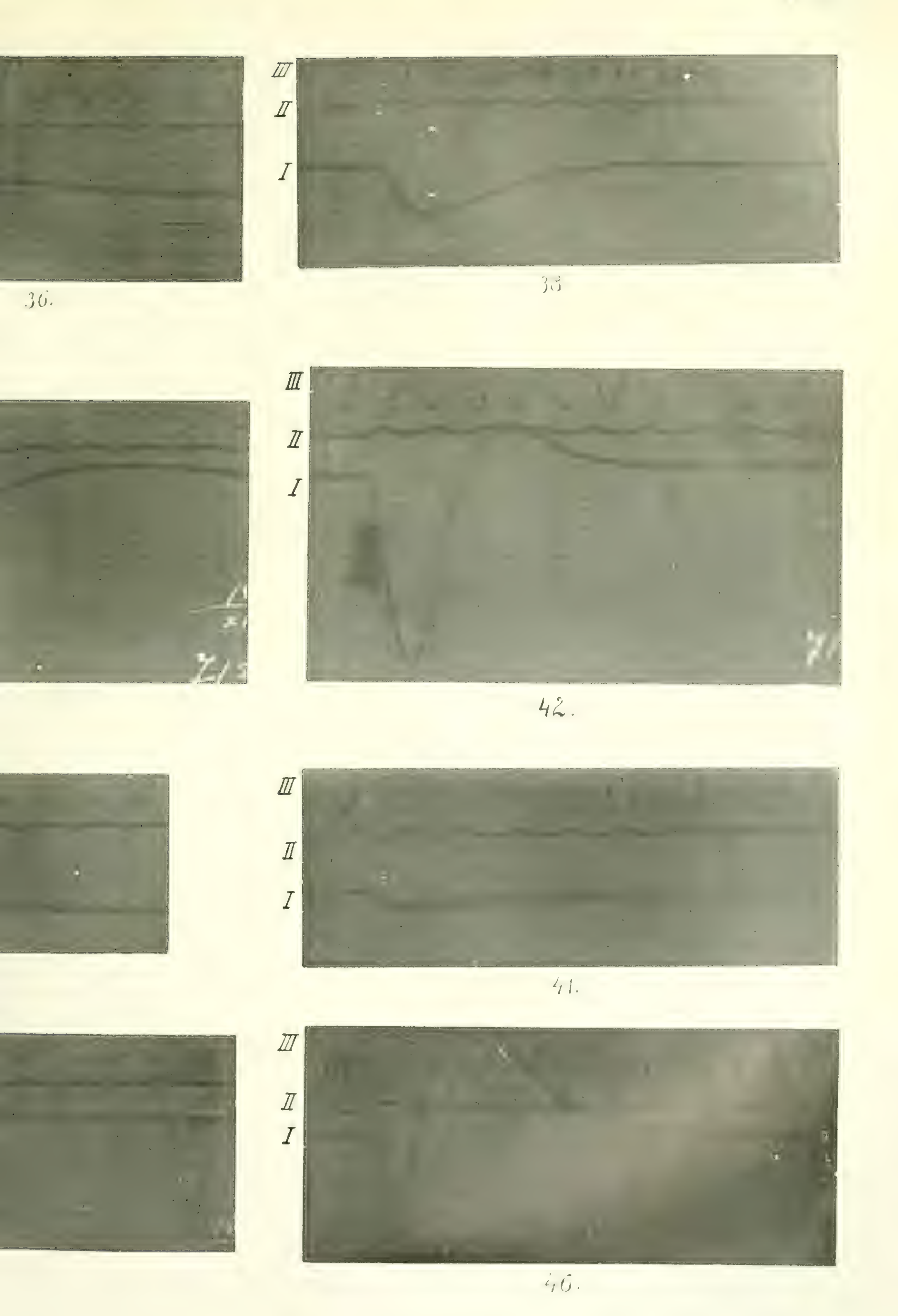

III
II
I
III
II
I
III
II
I
622
III
II
I
III
II
I
III
II
I
III
II
I
III
II
I

35.

37.

39

43.



36.

38.

42.

41.

46.

Ableitung von dem Unterschenkel ohne Haut, in *M. gastrocnemius, tibialis anticus* und in anderen Muskeln entstehenden Ströme treten nicht so deutlich auf, weil nicht nur die Knochen des Unterschenkels, sondern auch die Muskeln selbst die Rolle der Nebenschlüsse füreinander spielen. In diesem Falle zeigt das Galvanometer nur jene kleine Potentialdifferenz an, die an den Ableitungsstellen erzeugt wird. Wenn man dagegen mit dem Galvanometer den *M. gastrocnemius* allein verbindet, werden die Nebenschlüsse bedeutend verkleinert, wobei man auch die stärksten Ströme erhält. Die elektromotorische Kraft wird manchmal, wie wir es oben gesehen haben, sehr groß und wenn man die unaufhörliche Tätigkeit unserer Muskeln, der Atmungs- resp. Extremitätenmuskeln: an Beinen während einer Bewegung, an Armen während einer Arbeit, in Betracht zieht, so muß selbstverständlich daraus gefolgert werden, daß in uns auch beim Fehlen jeder Sensation ununterbrochen elektrische Ströme von verschiedener, oft sogar großer Intensität in der einer oder in der anderen Richtung zirkulieren. Gewebe und die flüssigen Substanzen, die den Muskel umgeben, spielen dabei die Rolle der Leiter dieser Ströme.

Wenn auch bis jetzt keinesfalls aufgeklärt wurde, ob und welche Rolle der elektrische Strom bei der Osmose und Diffusion spielt, so ist es doch kaum anzunehmen, daß diese Ströme für den Organismus gleichgültig und auf die Diffusion und Osmose, wenn nicht der ganzen chemischen Verbindungen, so doch wenigstens der einzelnen Ionen ohne Einfluß sind. Wenn man sowohl die während der Muskelkontraktionen auftretenden Elektrizitätsmengen als auch den Entstehungscharakter der elektromotorischen Kraft in Gestalt von Explosionen resp. kondensatorähnlichen Entladungen in Betracht zieht, ist es schwer, sich der Überzeugung zu verschließen, daß diese Ströme für verschiedene organische Funktionen von Bedeutung sind und daß sie eine gewisse Rolle nicht nur in der Physiologie, sondern auch, aller Wahrscheinlichkeit nach, in der Pathologie spielen können,

Ich hege die Hoffnung, daß die künftigen Experimente und Untersuchungen auf diesem Gebiete nicht nur bestätigen, daß die elektrischen Erscheinungen eine Folge des Stoffwechsels sind, sondern auch nachweisen werden, daß dieselben auf den Stoffwechsel einen bedeutenden Einfluß ausüben und denselben regulieren.

Die Tafelerklärung.

Die Figuren 1—64 sind im Text beschrieben u. zw. auf folgenden Seiten:

Tafel XVIII.

Fig. 1. — S. 484; Fig. 2. — S. 485; Fig. 3. — S. 485; Fig. 4. — S. 485; Fig. 5. — S. 485; Fig. 6. — S. 485; Fig. 7. — S. 485; Fig. 8. — S. 485; Fig. 9. — S. 486; Fig. 10. — S. 486; Fig. 11. — S. 486; Fig. 12. — S. 486; Fig. 13. — S. 486; Fig. 14. — S. 486; Fig. 15. — S. 486; Fig. 16. — S. 486; Fig. 17. — S. 487; Fig. 18. — S. 487; Fig. 19. — S. 487; Fig. 20. — S. 488; Fig. 21. — S. 491; Fig. 22. — S. 491.

Tafel XIX.

Fig. 23. — S. 491; Fig. 24. — S. 491; Fig. 25. — S. 492; Fig. 26. — S. 492; Fig. 27. — S. 492; Fig. 28. — S. 492; Fig. 29. — S. 493; Fig. 30. — S. 493; Fig. 31. — S. 493; Fig. 32. — S. 493; Fig. 33. — S. 495; Fig. 34. — S. 495.

Tafel XX.

Fig. 35. — S. 496; Fig. 36. — S. 497; Fig. 37. — S. 497; Fig. 38. — S. 497; Fig. 39. — S. 497; Fig. 40. — S. 498; Fig. 41. — S. 498; Fig. 42. — S. 499; Fig. 43. — S. 499; Fig. 44. — S. 499; Fig. 45. — S. 500; Fig. 46 — S. 501.

Tafel XXI,

Fig. 47. — S. 501; Fig. 48. — S. 502; Fig. 49. — S. 502; Fig. 50. — S. 502; Fig. 51. — S. 503; Fig. 52. — S. 503; Fig. 53. — S. 504; Fig. 54. — S. 504; Fig. 55. — S. 505; Fig. 56. — S. 507; Fig. 57. — S. 507; Fig. 58. — S. 508.

Tafel XXII.

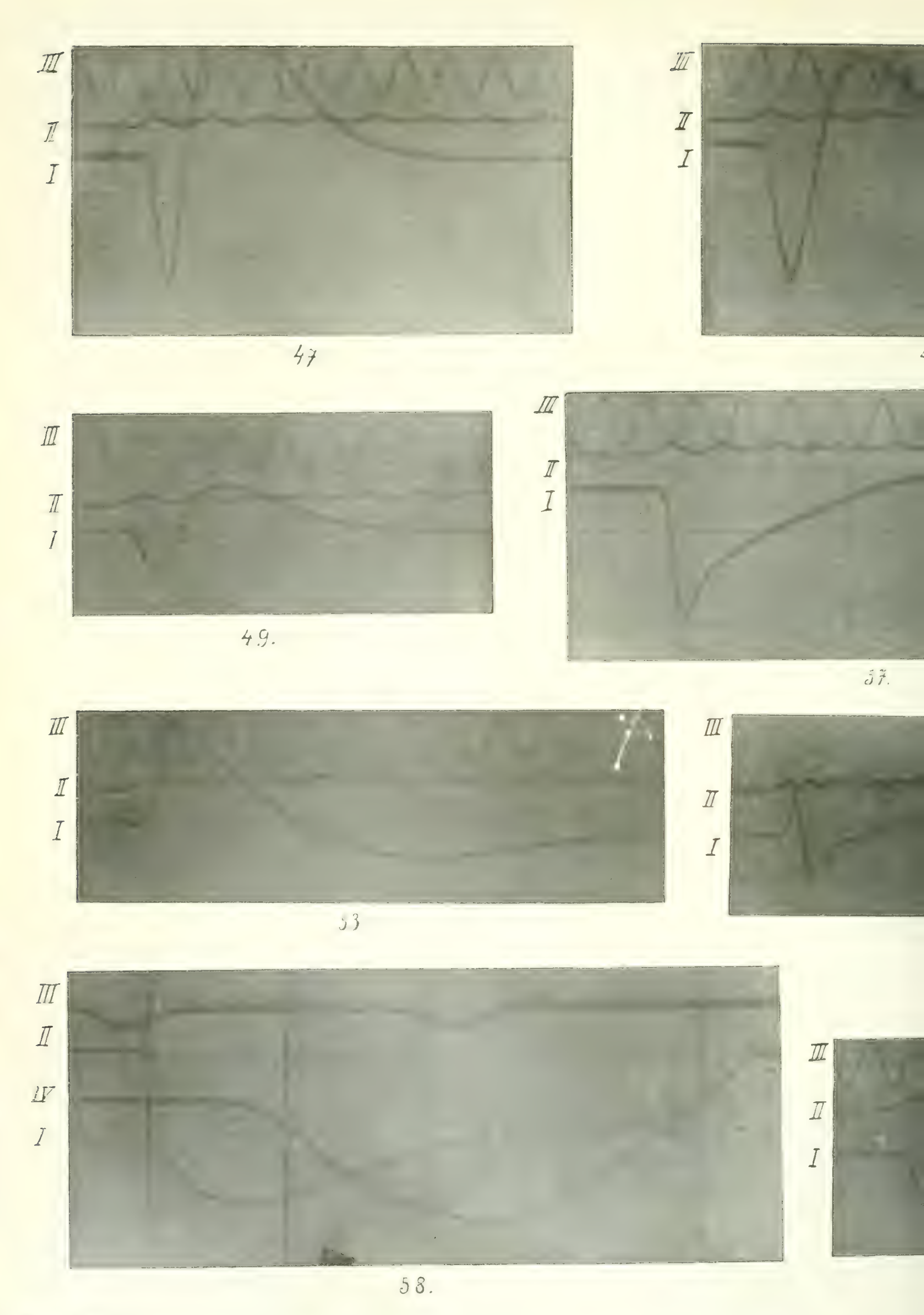
Fig. 59. — S. 509; Fig. 60. — S. 509; Fig. 61. — S. 509; Fig. 62. — S. 521; Fig. 63. — S. 505; Fig. 64. — S. 505.

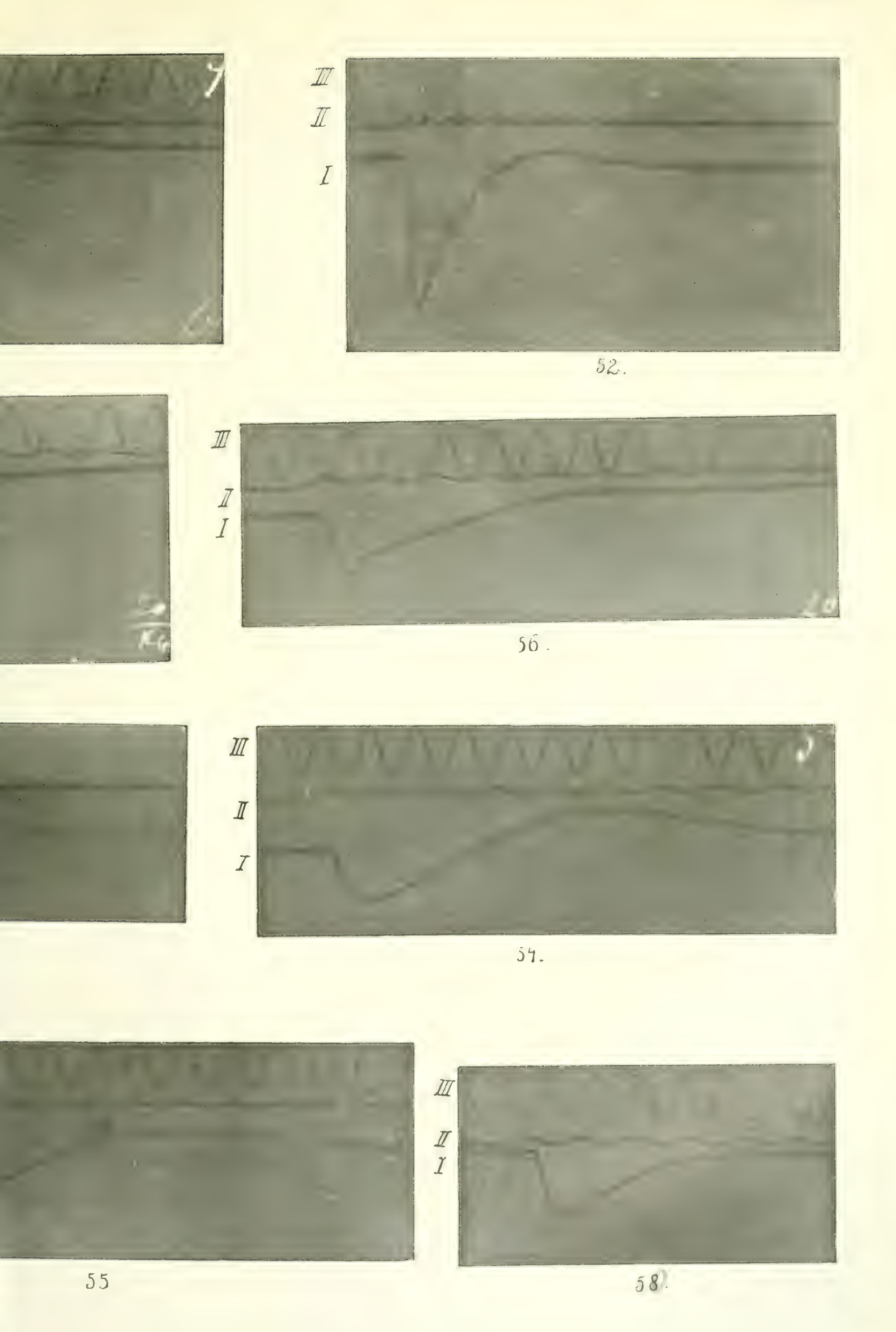
Fig. 65. *M. gastrocnemius*, abpräpariert und zusammen mit dem Nerven herausgeschnitten, wird auf eine Glasscheibe gelegt; Belastung = 15 g; Empfindlichkeit des Galvanometers = 22.10^{-9}. Quarzfaden; sein Widerstand = 8300; Fadenableitung: A an der Muskelverdickung, B im Abstande = 17 mm. Ruhestrom $E = -566$ kompensiert. Die Nervenreizung mit Öffnungsstrom. Ablenkung der Phase I = 24 mm; die der Phase II = 8 mm.

Fig. 66. Der Tetanus desselben Muskels bei derselben Ableitung, aber bei größerer Entfernung der Induktionsspule. Reizung lediglich mit Öffnungsstrom.

Anmerkung: I stellt die Fadenablenkungen dar, II Signal, III Kamerton, IV Myogramm.

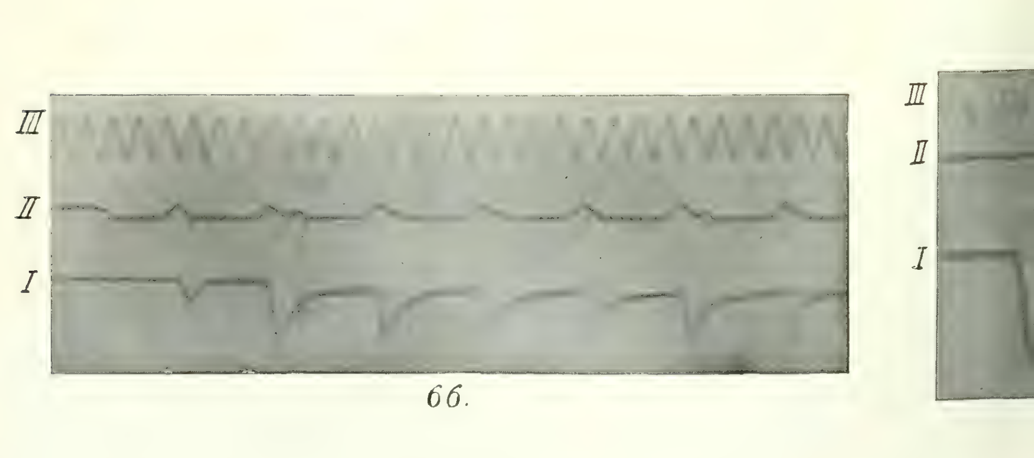
Fig. 67. Die Kurve ist von demselben Muskel bei Reizung mittels einer Induktionsspule ermittelt worden. Der Strom in der Primärspule wird durch den Kronecker'schen Tonunterbrecher zirka 100 per 1" unterbrochen. An dieser Kurve bleibt die Saite trotz den Eigenschwingungen stetig nach der Seite der I. Phase abgelenkt.


III
II
I
47
III
II
I
III
II
I
49.
III
II
I
57.
III
II
I
53
III
II
I
III
II
IV
I
58.
III
II
I

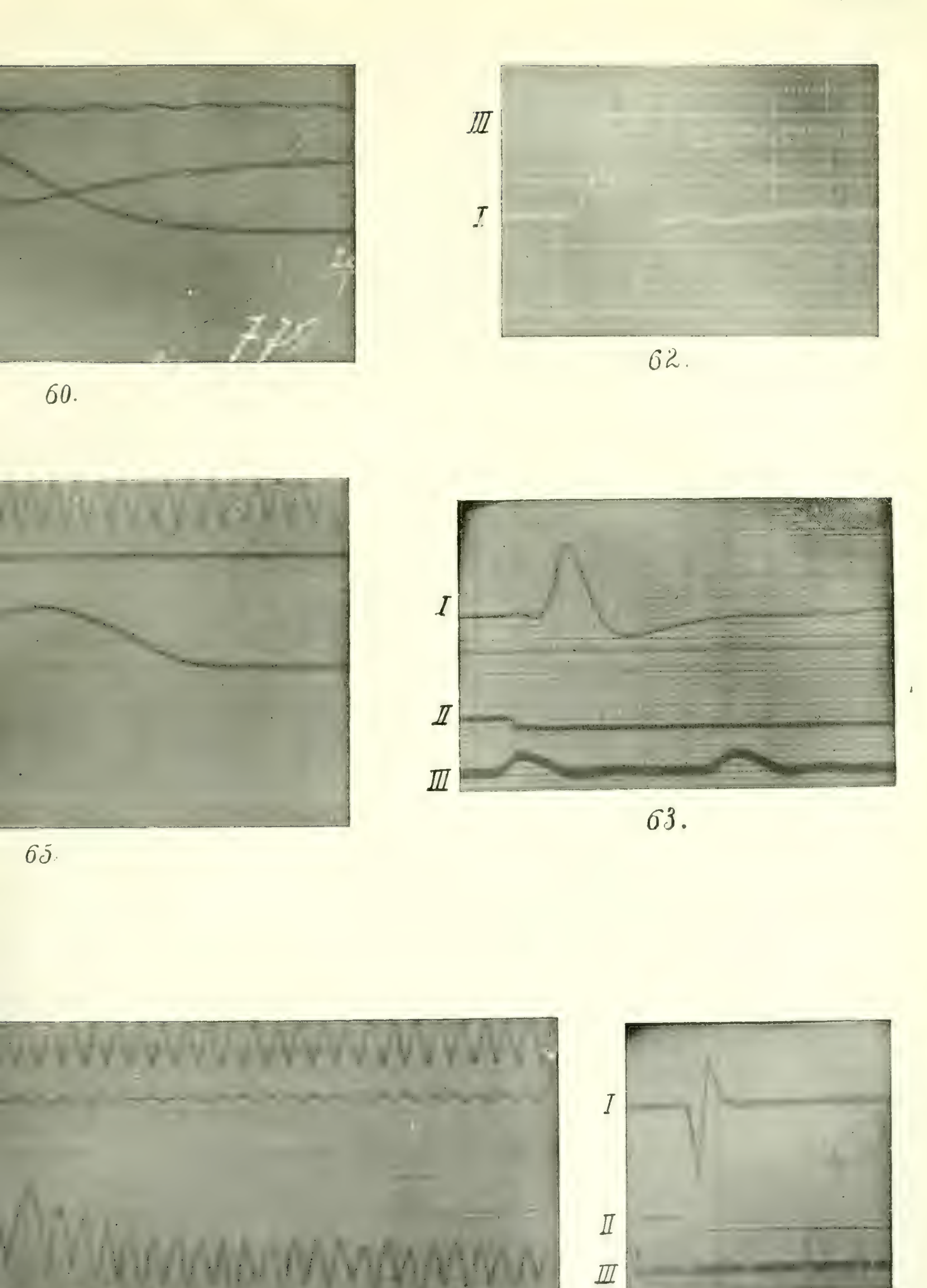

III
II
I
52.
III
II
I
56.
III
II
I
54.
55
III
II
I
58.

59.

61.



66.



60.

62.

65.

63.

67.

64.

Procesy cytolityczne w jajach jeżowców. — Über mikroskopische Veränderungen, welche während der in Echinideneiern mittels verschiedener chemischer Reagenzien hervorgerufenen Cytolyse auftreten.

Mémoire

de M. ***M. KONOPACKI,***

présenté par M. M. Siedlecki m. c. dans la séance du 4 Mars 1912.

(Planches XXIII, XXIV.)

O. und R. Hertwig (**12**) haben im Jahre 1887 gelegentlich ihrer Untersuchungen über den Einfluß verschiedener chemischer Reagenzien auf unbefruchtete Seeigeleier beobachtet, daß die Eier unter der Einwirkung von Chloroform zuweilen eine Membran hervorbringen, welche der nach dem Eindringen des Spermatozoons gebildeten vollständig analog ist. Herbst (**10**, **11**) konnte dieselbe Erscheinung mit Hilfe von Xylol, Toluol und von verschiedenen Silbersalzen feststellen. Kostanecki (**16**) erhielt durch Zusatz von KCl zu Seewasser eine Membran bei *Mactra*-Eiern. Die eigentliche Bedeutung dieser Membran und eine sichere Methode zu ihrer Hervorrufung hat aber erst Loeb (**18**) im Jahre 1905 entdeckt. Dieser Forscher hat nämlich die Beobachtung gemacht, daß die Eier, welche 2—3 Minuten in gewissen Lösungen einbasischer Fettsäuren oder ihrer Ester verweilten und sodann in normales Seewasser gebracht wurden, sich mit einer Membran umgaben. Dieselbe Membran erhielt Loeb (**19**, **21**) mit Hilfe zahlreicher anderer cytolytischer Faktoren, wie fettlösender Kohlenwasserstoffe (Amylen, Benzol, Chloroform u. s. w.), gewisser Alkalien, durch den Einfluß erhöhter Temperatur auch durch Behandlung der Eier mit dem Serum artfremden Blutes oder mit Extrakten aus dem Sperma und aus verschiedenen Organen andersartiger Tierspezies. Godlewski (**6**, **34**) erhielt auch die Membranbildung in Echinideneiern durch die Wirkung des Spermas von *Chaetopterus*.

Im weiteren Verlauf seiner Untersuchungen beobachtete noch Loeb, daß es mit Hilfe einiger von diesen Reagenzien bei gewissen Tierspezies, wie z. B. bei Seesternen oder einigen Vertretern der Anneliden, wie *Polynoë* und *Thalassema*, gelingt, durch Hervorrufung der Membran die unbefruchteten Eier bis zum larvalen Stadium zu bringen; bei anderen Tieren, wie z. B. bei den Seeigeln, ist dagegen die Membranbildung nicht von so weittragender Bedeutung, und nur bei sehr niedrigen Temperaturen (2—5°) sind die Eier der letzteren imstande, sich zwar langsam, aber in ganz normaler Weise zu schwimmenden Larven zu entwickeln. Ist dagegen durch eines der obengenannten Mittel die Membran auf Echinideneiern bei mittlerer Temperatur hervorgerufen worden, so unterliegen die betreffenden Eier stets früher oder später der Cytolyse.

Loeb ist der Ansicht, daß zwischen der Cytolyse des Eies und der Membranbildung ein inniger Zusammenhang bestehe, indem der letztere Prozeß nichts Anderes als die Cytolyse der Rindenschicht des Plasmas darstelle; sofern nur das Ei nicht der Einwirkung einer hypertonischen Flüssigkeit ausgesetzt ist, greift dieser Prozeß weiter um sich und umfaßt das ganze Ei.

Außer dem an membranhaltigen Eiern beobachteten Prozeß der Cytolyse wurde von Loeb (**31**, **32**), Retzius (**24**) und anderen Autoren festgestellt, daß reife Eier, welche innerhalb mehrerer Stunden nicht zur Befruchtung gelangen, gleichfalls der Cytolyse anheimfallen; dann lassen allerdings einige von ihnen eine Membranbildung erkennen, jedoch bei weitem nicht alle.

Das Wesen des cytolytischen Prozesses sowohl bei bereits membranhaltigen, wie auch bei membranlosen Eiern ist bis jetzt ein ungelöstes Problem.

Die physiologisch-chemische Seite des Vorganges der Cytolyse, die in den Eiern als Folgeerscheinung der Membranbildung unter dem Einfluß verschiedener Reagenzien auftritt, wurde sehr eingehend von Knaffl-Lenz (**14**) beschrieben. In Übereinstimmung mit Loeb hat er dargetan, daß nicht alle der oben angeführten Mittel gleich schnell diesen Prozeß hervorrufen. Während nämlich nach der Einwirkung von einigen derselben, wie z. B. von Benzol, Saponin und von anderen, ein minimaler, kaum einen Bruchteil einer Sekunde währender Zeitraum besteht, während dessen man durch Einwirkenlassen hypertonischer Flüssigkeit das betreffende

Ei zur Not noch retten kann, ist dieses Zeitintervall nach der Einwirkung der übrigen Mittel, beispielsweise der Säuren, ein ziemlich beträchtliches.

Knaffl-Lenz und Loeb haben bei der Untersuchung von cytolysierenden Eiern in toto beobachtet, daß für gewöhnlich einige Zeit nach der Membranbildung bald an einer einzigen Stelle, bald an der ganzen Eioberfläche eine hellere Substanz von körniger Struktur ausgeschieden wird. Das Eiplasma selbst wird dagegen allmählich immer heller, so daß es schießlich das Schattenbild des Eies darstellt.

Unter dem Einfluß anderer Reagenzien wiederum beobachteten dieselben Autoren eine tröpfchenförmige Ausscheidung irgend einer glänzenden Substanz, welche der eben erwähnten Aufhellung des Eiplasmas vorausging. Dieser Prozeß endigte schließlich mit dem gänzlichen Zerfall des Gesamtplasmas in eine Unmenge von Kügelchen, resp. Tröpfchen.

Unter dem Einfluß von destilliertem Wasser nimmt das Ei langsam, aber beständig an Volumen zu, wobei das Plasma eine grobkörnige Struktur annimmt. Nach einigen Minuten bildet sich die Membran, worauf das Ei sich sehr schnell aufhellt.

Cytologische, d. h. an Schnitten cytolysierender Echinideneier ausgeführte Untersuchungen kennen wir bisher nur wenige. Hindle (13) beobachtete als erster diesen Prozeß an Schnitten von Eiern, welche der Einwirkung von Buttersäure ausgesetzt waren; eigentlich hat er aber nur die Bildung von Extraovaten d. i. eine einzige Form dieses Prozesses und dabei nur die Anfangsstadien desselben beschrieben. Im übrigen beobachtete dieser Forscher weder die weiteren Änderungsstadien noch befaßte er sich überhaupt näher mit dieser Frage.

Retzius (24) beschrieb bei der Untersuchung der Struktur von Eiern verschiedener Echinodermenarten auch den cytolytischen Prozeß bei Eiern von *Parechinus miliaris*, welche nicht zur Befruchtung gelangt waren und längere Zeit im Meerwasser gehalten wurden. Dieser Prozeß gibt verschiedene morphologische Bilder im Ei und führt zur Bildung von Extraovaten und schließlich zum Zerfall des Eies in eine große Menge von Kugeln von verschiedener Größe. Doch auch dieser Autor untersuchte nur eine einzige Form der Cytolyse.

Ähnliche Bilder erhielt auch Godlewski (34) in Echinideneiern unter dem Einfluß der heterogenen Befruchtung.

Schon den Beschreibungen des cytolytischen Vorganges nach, wie sie von Loeb, Knaffl-Lenz, Hindle, Retzius und Godlewski gegeben werden, zu urteilen, konnte man annehmen, daß dieser Prozeß nicht immer auf eine und dieselbe Weise verläuft und daß man sowohl je nach dem angewandten Reagens als auch je nach dem schnelleren oder langsameren Tempo seines Verlaufes ganz unterschiedliche morphologische Bilder erhalten kann, die erst alle, im Zusammenhang betrachtet, uns über das Wesen dieses Prozesses aufzuklären imstande sind.

Zu diesem Zwecke habe ich während meines Aufenthaltes in Triest im J. 1909 mehrere diesbezügliche Versuche an Eiern der Echiniden *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus* ausgeführt, deren Ergebnisse ich in der vorliegenden Arbeit mitteilen will.

Die Anregung zur Wahl dieses Themas, sowie eine ganze Reihe wertvoller Ratschläge bei der Bearbeitung desselben verdanke ich Herrn Prof. Godlewski jun. (Krakau).

Methode und Versuchsanordnung.

Als membranbildende Reagenzien benutzte ich bei meinen Experimenten Benzol, Chloroform, Essig-, Butter-, und Propionsäure.

Mit Benzol und Chloroform führte ich zweierlei Arten von Versuchen aus. Die eine beruhte darauf, daß ich — ähnlich wie es Loeb (19) getan hatte — eine Portion von Echinuseiern in eine Mischung von 50 ccm Wasser und 2 Tropfen Chloroform resp. Benzol brachte; die Mischung war natürlich vor der Einbringung der Eier tüchtig durchgeschüttelt. Nach der Membranbildung wurden die Eier in reines Meerwasser übergeführt und von hier aus nach je einigen Minuten fixiert. Eine oder zwei Portionen dieser Eier fixierte ich bereits vor ihrer Überführung in Meerwasser. In diesem Experiment verlief die Cytolyse in allen Eiern gleichzeitig.

Die zweite Art der Experimente war in der Weise angeordnet, daß ich mich stärkerer Mischungen bediente, und zwar setzte ich auf 50 ccm Meerwasser bis zu 10 Tropfen Benzol resp. Chloroform

zu, worauf ich die Mischung gehörig durchschüttelte. Sobald sich die Flüssigkeit beruhigt hatte und die Chloroform- resp. Benzoltropfen am Boden lagen, brachte ich in das Gemisch eine Portion Eier, welche gleichfalls zu Boden sanken und sich nun hier in verschiedenen Konzentrationen von Benzol resp. Chloroform befanden, indem die einen dicht neben den Tropfen dieser Substanzen, andere wiederum in einiger Entfernung von denselben zu liegen kamen. Bei der Betrachtung des ganzen Gefäßes unter dem Mikroskop konnte man die verschiedenen Phasen des cytolytischen Prozesses beobachten. Schneller verlief er nämlich in denjenigen Eiern, welche sich in unmittelbarer Umgebung der Chloroform- resp. Benzoltröpfchen befanden, langsamer dagegen an den weiter davon entfernten Stellen.

Auch bei diesen Versuchen fixierte ich die Eier ebenfalls in verschiedenen Zeitintervallen, so daß wir an den mikroskopischen Präparaten die verschiedenen Phasen der Cytolyse nebeneinander sehen können.

Die Versuche mit Fettsäuren führte ich nach der von Loeb (18) angegebenen Methode durch, indem ich 50 ccm Seewasser mit 3—4 ccm $\frac{n}{10}$ Essig-, Butter- oder Propionsäure versetzte und die Eier in dieser Flüssigkeit 3—5 Minuten liegen ließ, worauf die Eier, in normales Seewasser zurückgebracht, die Membran hervorbrachten; das Meerwasser wurde zwei- bis dreimal durch frisches ersetzt.

Die Hervorrufung der Membran auf Eiern von *Strongylocentrotus* oder *Echinus* gelang mir nach dieser Methode in Triest nur äußerst schwer. Trotz wiederholter Proben nach dieser Richtung hin konnte ich nur einen unbeträchtlichen Teil der Eier zur Membranbildung veranlassen. Erst nach mehreren Versuchen gelang es mir, eine oder zwei Portionen zu erhalten, in denen der Prozentsatz membranhaltiger Eier bis zu 80—95% betrug. Wenn man aber die membranlosen Eier näher betrachtete, so konnte man feststellen, daß auch in ihnen ähnlich wie in den membranhaltigen die Cytolyse stattfand, die sich hinsichtlich der morphologischen Bilder in nichts von derjenigen der membranhaltigen unterschied. Sowohl die einen, wie auch die anderen Eier fixierte ich in bestimmten Zeitintervallen und beobachtete die in ihnen auftretenden Änderungen bis zu ihrem völligen Zerfall, was gewöhnlich zirka 30 Stunden nach der Einwirkung der Säuren stattfand.

Zur Kontrolle wurde bei jedem Versuch eine Portion von Eiern besamt und ihre Entwicklung in normalen Verhältnissen sich selbst überlassen.

Zur Fixierung bediente ich mich meistenteils der Boveri'schen und nur zum Teil der Perenyi'schen und der Flemming'schen Fixierungsflüssigkeit. Die Färbung geschah mit Hämatoxylin Heidenhain's und mit Eosin; außerdem benutzte ich noch teilweise Pikrokarmin. Methylenblau und Eosin. Wasserblau und Eosin sowie Safranin.

Die Eier wurden doppelt eingebettet, d. h. in Celloidin und Paraffin und in 4—5 μ dicke Schnitte mit Mikrotom geschnitten.

I. Die Wirkung von Benzol und Chloroform.

1. Cytolytische Änderungen in reifen Eiern.

Da die durch Einwirkung von Benzol und Chloroform erzielten Resultate sowohl für Eier in vivo als auch bei Schnitten sehr ähnlich ausgefallen sind, so will ich sie gleichzeitig beschreiben und auf die gelegentlich auftretenden geringen Unterschiede nur hinweisen.

Meine Beobachtungen an reifen Eiern in toto stimmen mit den von Loeb (**19**, **21**) und Knaffl-Lenz (**14**) angegebenen völlig überein. In dem Zeitraum von ungefähr zwei Minuten bildet sich auf den Eiern die Membran, jedoch nicht auf allen zu gleicher Zeit. Besonders deutlich trat diese Ungleichzeitigkeit zu Tage in denjenigen Gefäßen, in welchen das Wasser mit einem größeren Quantum Benzol resp. Chloroform versetzt wurde; diejenigen Eier nämlich, welche dicht neben den Benzol- resp. Chloroformtröpfchen lagen, bildeten ihre Membran früher, bei denjenigen dagegen, welche etwas weiter davon entfernt waren, erlitt dieser Prozeß augenscheinlich eine Verzögerung.

Fast gleichzeitig oder spätestens eine oder zwei Minuten nach der Membranbildung konnte man an den membranbildenden Eiern beobachten, wie aus dem Plasma helle Tröpchen bald einzeln, bald ineinander zu größeren Tropfen überlaufend ausgeschieden wurden. Diese Tropfen sammelten sich unter der Membran, zwischen dieser und dem Plasma. Mitunter war diese ausgeschiedene Substanz in so großer Menge vorhanden, daß sie das ganze Plasma ringsherum wie mit einer zweiten Membran umgab.

Sie war vollständig hell, glänzend und unterschied sich nur wenig von der Membran selbst.

Nach ihrer Ausscheidung hatte es den Anschein, als ob das Plasma sein Volumen verringert hätte und sich aufhellte; nach einiger Zeit nahm es eine körnige Beschaffenheit von feiner oder grober Struktur an und zerfiel schließlich in eine große Menge von Kügelchen, die nur in ziemlich loser Verbindung miteinander standen, da man beim Schwenken des Gefäßes beobachten konnte, daß auch die Kügelchen in relative Bewegung zueinander gerieten.

Etwas andere Bilder boten diejenigen Eier, bei denen die Membranbildung etwas längere Zeit in Anspruch genommen hatte. Im Plasma derselben konnte man nämlich eine Umlagerung zu grobkörniger Struktur beobachten, wodurch das Plasma ein dunkleres und trübes Aussehen erhielt. Diese körnige Masse schien sich in wellenförmiger Bewegung zu befinden, ja sie nahm sogar mitunter ein unregelmäßig-strahliges Aussehen an. In einem gewissen Momente begann sich plötzlich das ganze Ei aufzuhellen, und bald darauf konnte man den Zerfall des Plasmas in eine große Menge von Kugeln beobachten, eine Erscheinung, welche ganz analog derjenigen nach der Membranbildung ist.

Was die Struktur des Plasmas der Echinideneier anbelangt, so sind die Ansichten darüber bisher geteilt. Bütschli (**43**), Wilson (**29**, **30**) und Schaxel (**26**, **27**) nehmen eine wabige Struktur an, während Flemming (**5**) und in letzter Zeit auch Retzius (**24**) als Anhänger der fädigen und retikulären Struktur auftreten. Indessen haben die in letzter Zeit an den Eiern von *Holothuria*, *Asterias* und *Ciona* durchgeführten Untersuchungen von Schaxel (**27**) dargetan, daß die cytologische Struktur vorwiegend von den Fixierungsreagenzien abhängig ist, so daß er bei Anwendung verschiedener Fixierungsmittel auch sehr verschiedene Strukturen von *Holothuria*-Eiern erhalten hat. „Die wabige Struktur habe ich als „gute Fixierung“ angesehen“ sagt Schaxel. Und Wilson (**29**, S. 28) schreibt gelegentlich der Schilderung der wabigen Struktur bei *Toxopneustes*: „This structure is here, however, entirely of secondary origin; for its genesis can be traced step by step during the growth of the ovarian eggs through the deposit of minute drops in a homogeneous basis, which ultimately gives rise to the interalveolar walls.“

Schaxel (26) behauptet auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung von *Strongylocentrotus*-Eiern, daß im Laufe der Entwicklung, und zwar im Emissionsstadium, die Chromatinkörnchen aus dem Kern in das Plasma wandern und sich hier in das Gefüge des Grundplasmas einordnen. Sie kondensieren sich namentlich in den Knotenpunkten zwischen den Waben zu größeren Chromatinkomplexen, so daß die Eier nur an sehr dünnen Schnitten und bei sehr starken Vergrößerungen ihre Grundstruktur erkennen lassen. Diese Körnchen nennt Schaxel „extranukleäres Chromatin“. Er hält es für eine Substanz, welche bloß zeitweise in bestimmten Entwicklungsstadien auftritt, und schreibt ihm im Vergleiche zum Kernchromatin eine perzeptiv-effektive, dem letzteren hingegen eine konservativ-regulative Bedeutung zu. Auch unterscheidet er es von den Chondriosomen, als von konstanten Plasmaelementen. In reifenden und reifen Echinodermen-Eiern findet sich sehr viel „extranukleäres Chromatin“ vor. Retzius (24) hat bei der Untersuchung der Struktur der Eier von *Parechinus miliaris* in dem retikulären Gefüge innerhalb des Paramitoms Körnchen von Deutoplasma, die sich mittels Eosin färben lassen, nachgewiesen [1]).

Die Ergebnisse meiner eignen Beobachtungen an Eiern von *Strongylocentrotus* und *Echinus* zwingen mich zu der Annahme der wabigen Struktur des Eiplasmas als Grundstruktur. In den Wänden der Waben befindet sich dagegen eine große Menge winziger Körnchen, die sich mit Hämatoxylin und anderen Kernfarbstoffen tingieren lassen, während die die Wabenwände bildende Grundsubstanz sich mit Eosin färbt. Sowohl die Anordnung dieser Körnchen als auch ihre Empfänglichkeit für die betreffenden Farbstoffe sind ganz identisch mit den analogen Eigenschaften der von Schaxel als „extranukleäres Chromatin“ bezeichneten Substanz. Da ich die Entwicklung und den Ursprung dieser körnigen Massen nicht näher untersucht, sondern sie erst in reifenden oder reifen Eiern einer näheren Betrachtung unterzogen habe, so kann ich über diese Fragen nichts Bestimmtes aussagen. Ich will sie bis auf weiteres als „extranukleäres Chromatin“ bezeichnen, ohne damit über ihren

[1]) Godlewski (34) gibt an, daß er während der Cytolyse der Echinodermeneier eine Bildung von feiner, sich mit Hämatoxylin intensiv färbenden Körnchenanhäufungen bemerkt habe. Nach seiner Anschauung sollen sie ein präformiertes, nukleogenes Material darstellen.

Ursprung wie auch über ihr Verhältnis zu anderen Bestandteilen des Plasmas präjudizieren zu wollen.

An Schnitten von Eiern, die in verschiedenen Zeiträumen nach der Einwirkung von Chloroform oder Benzol fixiert waren, konnte man ziemlich genau den Verlauf des cytolytischen Prozesses verfolgen. Bei näherer Betrachtung der Schnitte von Eiern, besonders der zweiten Gruppe, d. h. derjenigen, in welcher der cytolytische Prozeß nicht gleichzeitig verlief, konnte man verschiedene Stadien von cytolytischen Änderungen feststellen, wobei sich auch die Bestätigung meiner schon früher erwähnten Beobachtung ergab, daß nämlich den cytolytischen Änderungen im Plasma durchaus nicht immer die Membranbildung vorausging, sondern daß im Gegenteil bei manchen Eiern die Cytolyse bereits vor der Membranbildung mehr oder minder stark zutage trat.

Überdies muß noch bemerkt werden, daß die Änderungen im Plasma und im Kern nicht in allen Zellen in ein und derselben Weise verlaufen und in morphologischer Hinsicht verschiedene Bilder der Cytolyse bieten.

Es ist mir leider nicht möglich gewesen festzustellen, auf welche Ursachen es zurückzuführen sei, daß die Cytolyse der Eier bald auf die eine, bald auf die andere Weise verläuft. Indessen scheint es mir, daß die Bildung der Befruchtungsmembran oder die Hemmung dieses Prozesses, ebenso wie die Konzentration der einwirkenden Flüssigkeit hierbei eine ziemlich wichtige Rolle spielen, obgleich es anderseits nicht ausgeschlossen ist, daß gewisse innere Verhältnisse, die mit irgend einem spezifischen Zustand des Plasmas in Zusammenhang stehen, hierbei von Belang sein könnten.

Die Gruppe A) umfaßt diejenigen Bilder der cytolytischen Änderungen, welche in membranbildenden Eiern auftreten. Hierher kann man also fast die ganze erste Versuchsgruppe zählen, wo man fast an allen Eiern in toto die Membranbildung beobachten konnte. Eine oder zwei Minuten nach diesem Prozeß, d. h. zu der Zeit, wo sich in den Eiern in vivo hellere Tröpfchen auszuscheiden beginnen, sieht man hier, wie Fig. 1 zeigt, daß aus dem Plasma heraus in den Zwischenraum zwischen letzteres und die Membran eine gewisse Substanz austritt, welche sich sehr deutlich mit plasmatischen Farbstoffen, d. h. mit Eosin und Pikrinsäure, färben läßt. Diese Substaz besitzt gleich nach ihrer Ausscheidung eine feinkörnige Struktur und nimmt erst, sobald sie sich aufzu-

lösen beginnt, eine fädig-retikuläre Struktur an, wobei sie lebhaft an das Fibrin erinnert.

Diese Substanz, welche mir dieselbe zu sein scheint, die von Knaffl-Lenz und Loeb als Lipoide angesehen wird, scheidet sich gewöhnlich aus dem Plasma gleichzeitig an mehreren Stellen der Oberfläche des letzteren aus, um nach einiger Zeit ineinander zusammenzufließen und das Plasma mehr oder minder dicht zu umschließen.

Die Grenzen zwischen der ausgeschiedenen Substanz und dem übrigen Plasma sind überall scharf gezeichnet, und zwar deshalb, weil die Körnchen des „extranukleären Chromatins" aus dem Plasma nicht heraustreten, sondern zu größeren, mit Hämatoxylin leicht zu tingierenden Komplexen zusammenschmelzen und an der Peripherie des Plasmas liegend, infolge ihrer Färbung noch diese Grenze verschärfen. Dieser Umstand dürfte wohl darauf hindeuten, daß wir es hier nicht mit Extraovaten, d. h. mit gewissen Segmenten des Eiplasmas zu tun haben, sondern mit der Abscheidung irgend eines Bestandteiles desselben.

Fig. 1 zeigt, daß dem Ausfließen der glänzenden Substanz Änderungen vorausgehen, die gleichzeitig im ganzen Plasma stattfinden. Wie an einigen anderen Präparaten zu sehen war, setzen diese Änderungen in der Nähe des Kernes und sogar in dem Innern desselben ein, denn man kann beobachten, daß der Kern bereits ganz deutliche Änderungen erfahren hat, während das Ausfließen der Substanz aus dem Plasma soeben kaum begonnen hat. Die im Plasma vor sich gehenden Änderungen äußern sich zunächst in der Entstehung einer Art von zentrifugalen Strömungen, welche von dem Kern als dem Mittelpunkt ausgehen. Darauf deutet einerseits die strahlige Lagerung der Körnchenkomplexe hin, andererseits aber die Bildung hellerer Plasmastreifen, gleichsam heller Kanälchen, die sich längs dieser Strahlen bilden.

Die allerersten Änderungen im Kern beginnen sich, wie bereits erwähnt, noch vor dem Ausfließen der sich mit Eosin färbenden Substanz bemerkbar zu machen. Sie verlaufen in reifen Eiern äußerst schnell und sind bereits nach zwei Minuten schon sehr weit vorgeschritten, was eine gewisse Schwierigkeit bot, ihre einzelnen Stufen zu fixieren. Wie die Fig. 1, 2, 3, 26, 27 zeigen, bestehen die anfänglichen Änderungen im Kern in der Lösung des Chromatins, so daß der Kern seine tingierbaren Bestandteile all-

mählich verliert und schließlich zu einer ganz farblosen Kugel wird, welche mit ganz winzigen, mit Eosin färbbaren Körnchen ausgefüllt ist. An diesen Figuren kann man auch beobachten, daß gleich zu Anfang dieser Änderungen, mitunter sogar noch vor dem völligen Zerfließen des Chromatins, die Kernmembran platzt und die von ihr umschlossene Substanz zum Teil nach außen gelangt, wo sie um die nunmehr faltig zusammengeschrumpfte Kernmembran eine sich rosarot mit Eosin färbende perinukleäre Schicht bildet. Diese Änderungen verlaufen in einem so schnellen Tempo, daß von den eine Minute nach der Membranbildung fixierten Eiern bereits fast alle eine geplatzte Kernmembran aufweisen. Die Kernsubstanz, welche infolge des Platzens der Membran nach außen gelangt ist, verbreitet sich nicht sofort im ganzen Plasma, sondern ist vielmehr eine Zeitlang als eine hellere Insel inmitten des dunkleren und mit den Körnchen des „extranukleären Chromatins“ durchsetzten Plasmas sichtbar (Fig. 26, 27). An einigen Präparaten ist sogar zwischen dem Plasma und der helleren Insel eine deutliche Grenze zu sehen. Mitunter platzt die Kernmembran etwas früher, bevor noch das ganze Chromatin zerflossen ist; alsdann kann man sehen, wie die winzigen Chromatinkörnchen aus der Kernmembran heraus nach außen befördert werden. Wir hätten es also hier mit dem gleichzeitigen Zusammentreffen von Chromatolysis und Karyorrhexis zu tun. Die Kernmembran bleibt noch ziemlich lange bestehen, ohne aufgelöst zu werden.

Wurden die in diesem Stadium der Änderungen befindlichen Eier in normales Seewasser übergeführt, so verlangsamte sich nur das Tempo des cytolytischen Prozesses und sie verblieben mehrere Stunden lang auf derselben Stufe der Änderungen.

Bleiben jedoch solche Eier nach dem Ausfluß der glänzenden Substanz in dem mit Benzol oder Chloroform versetzten Wasser, so treten schnell weitere cytolytische Änderungen ein. Schon manchmal während ihrer Ausscheidung, für gewöhnlich aber erst nach ihrem Ausfließen erleidet die Plasmastruktur ausgesprochene Änderungen, indem sie deutlich wabig wird, wobei die einzelnen Waben ziemlich groß erscheinen und dabei ungleiche Dimensionen besitzen. Diese Waben sind bedeutend größer als bei der normalen Eistruktur. Ein Vergleich der Fig. 2, 3 mit den Fig. 14, 15 und 18 scheint dafür zu sprechen, daß eine Quellung resp. ein Ineinanderfließen der ursprünglichen Waben stattgefunden hat.

Wenn man diese wabige Struktur an Schnitten von derselben Stärke beobachtet, so hat es den Anschein, als ob ein beträchtlicher Teil derjenigen Substanz, welche vorher den Innenraum der ursprünglichen Waben ausgefüllt hat, aufgelöst und ausgeschieden worden sei. Die Wände dieser Waben färben sich mit Eosin und man kann in ihnen, besonders in ihren Knotenpunkten, verstreut liegende Körnchen des „extranukleären Chromatins" beobachten, die mitunter in größeren Anhäufungen auftreten und sich intensiv blau mit Hämatoxylin färben.

Nach kurzer Zeit, gewöhnlich nach einigen Minuten, kann man beobachten, daß diese Anhäufungen sich verästeln und auf diese Weise ein unregelmäßiges Netz bilden, welches sich von der die Kernmembran umgebenden Substanz in Gestalt von Strahlen mit zahlreichen seitlichen Anastomosen verzweigt (Fig. 3).

Mit dem weiteren Fortschreiten dieses Prozesses verschwindet die wabige Struktur, und die ganzen Eier bestehen aus dunklen Kugeln, die meiner Ansicht nach ihren Ursprung dem Platzen der Wabenwände und der Ansammlung der daraus resultierenden Substanz um die vorerwähnten Körnchenanhäufungen herum verdanken. Diese Kugeln sind von verschiedener Größe und besitzen eine ausgesprochen feinwabige oder vakuolisierte Struktur. Die Zwischenwände dieser winzigen Alveolen bestehen aus einer sich mit Hämatoxylin dunkel blau färbenden, homogenen Substanz, was dafür spricht, daß das „extranukleäre Chromatin" aufgelöst worden ist.

Fig. 4 stellt uns ein derartiges Stadium dar, wo das ganze Ei aus einer großen Anzahl von Kugeln oder Tropfen von verschiedener Größe und von vakuolisierter Struktur besteht. Die ursprüngliche Struktur ist völlig verschwunden und nur hie und da an der Peripherie des Eies oder zwischen den winzigen Kügelchen sind noch ihre Überreste zu sehen. Der Kern erscheint in diesem Stadium als ein kleines, homogenes Gebilde, welches sich mit Hämatoxylin ziemlich intensiv färbt. Es ist dies wahrscheinlich nur noch die kompakt zusammengeballte Kernmembran.

B) Neben den soeben geschilderten häufigsten Bildern von cytolytischen Änderungen begegnet man auch gewissen Modifikationen derselben, und zwar ebenso bei den mit Benzol wie bei den mit Chloroform behandelten Eiern. Nach meinen Beobachtungen

treten sie meistens in Eiern auf, bei denen der Membranbildungsprozeß gehemmt oder bedeutend verzögert wurde.

Fig. 5 zeigt uns ein Ei, auf welchem die Membran sich noch nicht gebildet hat. Im Plasma sind aber bereits deutliche Änderungen wahrzunehmen, und zwar in Gestalt von in der Bildung begriffenen. wolkigen Körnchenanhäufungen sowohl in der Peripherie als auch im Innern des Plasmas um den Kern herum. Neben Körnchenanhäufungen treten hie und da unregelmäßig in diesen Eiern Stäbchen auf, die sich ebenso wie die letzteren mit Hämatoxylin färben und in Körnchen zu zerfallen scheinen, da sie in späteren Stadien der Änderungen nirgends mehr zu sehen sind. — Die oben besagten Anhäufungen beginnen gegeneinander Ausläufer auszusenden und stellen schließlich ein unregelmäßiges, großmaschiges Netz dar. Nach einiger Zeit setzt in diesem Netze in der Kerngegend die Vakuolenbildung ein und gleichzeitig mit diesem Prozesse erleidet der Kern rasch aufeinanderfolgende, durchgreifende Änderungen. Zunächst beginnt sich das Chromatin aufzulösen, wovon die immer blässer werdende Färbung des Chromatins sowie das Verschwinden der Chromatinkörnchen in demselben zeugt. Fig. 21 stellt einen fast normalen Kern dar, Fig. 22 dagegen einen Kern, in welchem die Struktur des Liningerüstes zwar noch erhalten ist, die Chromatinkörnchen aber bereits an Zahl bedeutend zurückgegangen sind, so daß der ganze Kern sich bedeutend blässer färbt; auch der stark vakuolisierte Nukleolus färbt sich ebenfalls schwächer. In Fig. 23 sehen wir nur noch den letzten Rest von Chromatin, und zwar in Gestalt von Körnchen in der Nähe der Hülle; die Kernsubstanz hat ihre ursprüngliche Struktur verloren und tritt uns jetzt in feinkörniger Gestalt entgegen. In Fig. 25 endlich erscheint das Kerninnere bereits völlig homogen, man sieht nur noch die Chromatinreste unter der Hülle und außerdem noch in Fig. 24 die Reste des Nukleolus. In allen diesen Bildern bleibt die Form und Größe des Kerns unversehrt.

Die Vakuolisierung des Plasmas schreitet immer weiter nach der Peripherie zu fort, gleichzeitig ballt sich die Substanz, welche die wolkenartigen Anhäufungen bildet, zu immer größeren und dichteren Komplexen zusammen (Fig. 6). Gleichzeitig mit dieser groben Vakuolisierung, die um den Kern herum beginnt, erscheint auf der Eiperipherie ein scharf umgrenzter Gürtel, welcher eine deutlich ausgeprägte wabige Struktur zeigt. Die Waben quellen

jedoch nicht auf, sondern behalten ihre normale Größe bei. In den Wabenwänden sieht man Anhäufungen von Körnchen des „extranukleären Chromatins", die an einigen Stellen mittels schmaler Streifen mit den in der Eimitte und um den Kern herum befindlichen wolkenartigen Anhäufungen in Verbindung treten. Die Zahl der Körnchen in dem peripherialen Gürtel ist so groß, daß sich der ganze Gürtel dunkler färbt als die zwischen ihm und den Anhäufungen um den Kern herum liegende Plasmapartie. In dieser Übergangsschicht ist nämlich die Zahl der Körnchen nur sehr gering.

In dem peripherialen Gürtel macht sich eine Tendenz zur Sprengung desselben in einzelne Teile bemerkbar. In Fig. 6 sieht man von der Oberfläche des Eies ausgehende furchenähnliche Ausbuchtungen oder Einkerbungen, welche bestrebt sind, den ganzen Gürtel in kleine Kugeln zu teilen. Dieser Prozeß führt in seinem weiteren Verlauf zu dem in Fig. 7 wiedergegebenen Zustande, welcher lebhaft an Fig. 4 erinnert, nur daß hier die Kugeln, in welche das Plasma zerfällt, nicht so kompakt sind und vielmehr Eisegmente mit etwas größeren Alveolen darstellen, in deren Wänden die Anhäufungen winziger Körnchen des „extranukleären Chromatins" zu sehen sind.

Die Zwischenräume zwischen diesen Kugeln enthalten eine hellere, sich mit Eosin färbende Substanz, welche diese Kugeln untereinander verbindet und die Übergänge zwischen ihnen bildet. An einigen Stellen haben sich zwischen den einzelnen Kugeln größere Vakuolen gebildet, und in ihrem Innern sind dann größere Mengen einer Substanz zu beobachten, die mit denselben Eigenschaften ausgestattet ist, wie die aus dem Plasma ausfließende Substanz in den vorhin geschilderten Bildern. Die Bildung einer Membran und das Ausfließen dieser Substanz aus dem Plasma heraus nach außen konnte hier nicht festgestellt werden. Mitunter nur sammelt sich die sich rosarot färbende Substanz an der Peripherie, und man kann dann ihre Abnahme im Eizentrum deutlich wahrnehmen.

C) Außer den beiden obigen Bildern der Cytolyse, in denen sofort das ganze Ei von diesem Prozeß ergriffen wird, begegnet man, wenn auch bedeutend seltener, Formen, in denen dieser Prozeß an einer einzigen Stelle einsetzt und erst von hier aus allmählich und schrittweise sich auf immer weitere Partien des Plasmas ausdehnt.

Derartige Bilder stellen uns die Fig. 8 und 9 dar. An einer gewissen Stelle der Eiperipherie sieht man an den Plasmazerfall erinnernde Veränderungen, welchen Verworn (28) bei *Thalassicola* unter dem Namen des „körnigen Zerfalls“ beschrieben hat.

Ähnliche Bilder hat auch Loeb (19) in Echinideneiern nach künstlicher Hervorrufung der Membran beobachtet. Bei Eiern, in denen ich diese Bilder von Cytolyse zu beobachten Gelegenheit hatte, habe ich eine Membranbildung nicht feststellen können. Fig. 8 zeigt den Beginn der Änderungen. Ein Teil des Protoplasmas ist aufgelöst, gleichsam verschwunden, und an seiner Stelle sehen wir mehrere Kugeln (Tröpfchen) von körniger oder fein vakuolisierter Struktur, dazwischen aber einen Raum, welcher mit zahlreichen Flocken einer sich mit Eosin rosarot färbenden Substanz, die an die obenerwähnte und aus dem Plasma ausfließende erinnert, ausgefüllt ist.

An den Stellen, wo ein derartiger Zerfall eingesetzt hat, beginnt auch die Vakuolisierung des Plasmas und gleichzeitig damit bilden sich in demselben gesonderte Kugeln von verschiedener Größe. Der Prozeß verläuft in der Weise, daß die Vakuolen größere Protoplasmapartien, in denen erhebliche Mengen von Körnchen des „extranukleären Chromatins“ angehäuft sind, voneinander abschnüren. Diese Vakuolen sind von verschiedener Größe, jedoch in jedem Falle bedeutend größer als die Waben des normalen Protoplasmas. Die betreffenden Bilder erwecken den Eindruck, als ob die im Innern der Waben befindliche Substanz teilweise gelöst würde, und die Wabenwände selbst zum Teil platzten oder zusammenflössen, wodurch sie ihr Volumen vergrößerten.

Die Wanderung der sich mit Hämatoxylin färbenden Körnchen im Protoplasma und ihre Ansammlung auf der ganzen Peripherie, wo die Cytolyse stattfindet, ist sehr deutlich in Fig. 8 zu sehen, während an dem entgegengesetzten Pol die Körnchen in bedeutend geringerer Menge vorhanden, in den mittleren Partien dagegen dunkle, nach dem im Zerfall begriffenen Eirand orientierte Streifen zu sehen sind (Fig. 8).

Mit dem weiteren Fortschreiten des cytolytischen Prozesses erstreckt sich die Anhäufung und die Aufteilung in größere, gesonderte Kugeln auf immer weitere Gebiete des Protoplasmas und allmählich kann man die stufenweisen Änderungen im ganzen Ei beobachten. Wenn wir die Fig. 9 näher betrachten, so sehen wir

eine ganze Reihe von Übergängen von fast unverändertem, normalem Protoplasma über den Zustand feinster Vakuolisierung zur Bildung von immer größeren Vakuolen und schließlich bis zu dem Stadium, wo auch diese Struktur verschwunden ist und an ihrer Stelle zwischen den einzelnen, gesondert liegenden Kugeln eine sich rosarot färbende Substanz von feinkörniger oder flockiger Struktur verbleibt.

Der Mittelstreifen des Eies ist dunkler gefärbt und enthält bedeutende Mengen von Körnchen des „extranukleären Chromatins", was darauf hinweist, daß die letzteren, ebenso wie in Fig. 8, nach der Zerfallstelle hin zustreben. Das endgültige Bild dieses Prozesses würde also dahin zu deuten sein, daß der cytolytische Prozeß von der Peripherie ausgehend, immer weiter nach dem Plasmainnern zu um sich greift und dasselbe allmählich ganz in Mitleidenschaft zieht, so daß es nach einiger Zeit aus einer großen Menge völlig voneinander getrennter Kügelchen besteht, die sich mehr oder minder intensiv mit Hämatoxylin färben lassen (Fig. 10).

Wenn auch die Cytolyse in oben beschriebenen Bildern nur an dem einen Rande des Plasmas beginnt, so partizipiert dasselbe dennoch als Ganzes in gewisser Beziehung an dem Zerfall. Dafür würden auch die öfters angetroffenen, der Fig. 8 ähnlichen Bilder sprechen, die jedenfalls darauf hindeuten, daß in dem von der Cytolyse augenblicklich noch nicht ergriffenen und scheinbar normalen Plasmarest gewisse, nach der Stelle des körnigen Zerfalls hin gerichtete Strömungen sich geltend machen. Der Kern zeigt anfänglich keine offensichtlichen Änderungen; erst wenn die Vakuolisierung in seiner Nachbarschaft beginnt, dann fängt auch das Chromatin an sich aufzulösen, die Kernmembran platzt und die Kernsubstanz gelangt teilweise nach außen. Diese Änderungen sind den bereits in der Gruppe A) geschilderten völlig analog.

Zusammenfassung dieses Kapitels.

Die Verallgemeinerung obiger Resultate führt zu folgenden Ergebnissen:

1) Der Vorgang der Cytolyse unter der Einwirkung von Chloroform und Benzol beruht darauf, daß das Plasma in zwei Substanzen zerlegt wird: die eine ist feinkörnig, wird mit Eosin rosarot gefärbt, erfüllt das Innere der Waben, deren Wände von der

zweiten Substanz gebildet werden; in dieser nun häufen sich Körner des „extranukleären Chromatins“ an, welche von Hämatoxylin intensiv gefärbt werden. Die Veränderungen im Kerne bestehen in einer Auflösung des Chromatins.

2) Die Bildung der Membran auf den Eiern führt zum Ausflusse der in den Waben befindlichen Substanz aus dem Ei. Die Waben aber vergrößern sich, so daß das Ei eine deutlich wabige Struktur aufweist. Gleichzeitig mit diesem Prozesse springt die Kernmembran auf und die Kernsubstanz ergießt sich in das Plasma.

3) An Eiern, an denen sich keine Membran ausgebildet hatte, konnte ich kein Ausfließen irgendwelcher Substanzen aus dem Ei beobachten, obgleich der Zerfall des Plasmas in ähnlicher Weise wie in den eine Membran aufweisenden Eiern verlief. Eine Berstung der Kernmembran kam trotz vollständiger Auflösung des Chromatins niemals vor.

4) Die Körner des „extranukleären Chromatins“ unterliegen einer Koagulation noch vor der Bildung der Membran, später lösen sie sich vollkommen auf.

5) Als letztes Resultat dieser cytolytischen Veränderungen ist der gänzliche Ausfluß der innerhalb der Waben befindlichen Substanz und der Zerfall der übrigbleibenden Substanz in eine große Menge winziger Kugeln (Tropfen) von deutlicher vakuolisierter Struktur anzugeben.

II. Cytolytische Änderungen in unreifen Eiern.

Unter der ersten Gruppe von Eiern, die mit den schwächeren Chloroformlösungen behandelt wurden, war ein Teil noch nicht ausgereift, wies aber trotzdem cytolytische Änderungen auf.

Am Material in toto konnte man in diesen Eiern schon bei geringer Vergrößerung das Austreten von hellen Tröpfchen verschiedener Größe aus dem Protoplasma beobachten. Die Menge dieser Tröpfchen war verschieden und ihre Größe war der Menge umgekehrt proportional. Durch die Tropfen wurde keine deutliche Eimembran von dem Eiplasma abgehoben. Gleichzeitig mit der weiteren Absonderung dieser tropfenartigen Substanz schien auch das Plasma sein Volumen zu verringern und nahm eine ausgesprochen körnige Struktur an.

Auf den Schnitten der unreifen Eier sieht man im Plasma beträchtliche Mengen mit Hämatoxylin sich färbender Körnchen, welche von Schaxel für „extranukleäres Chromatin“ gehalten werden.

Zwei Minuten nach dem Einbringen dieser Eier in mit Chloroform versetztes Wasser kann man auf den Schnitten beobachten, daß an der Plasmaperipherie eine Absonderung oder ein Ausfluß einer Substanz von statten zu gehen beginnt.

Bevor sich dieser Prozeß vollzieht, treten einige Veränderungen auf der ganzen Eioberfläche ungefähr mit derselben Intensität auf (Fig. 28). Die mit Hämatoxylin sich färbenden Körnchen rükken gleichsam von der Peripherie ab und wandern nach der dem Kern näher gelegenen Schicht, wo sie sich zu größeren Klümpchen oder Anhäufungen zusammenballen. Der peripherische Teil des Plasmas, in welchem die Körnchen spärlich auftreten, läßt sich dagegen mit Eosin sehr deutlich färben und besitzt deutlich wabige Struktur.

Im Kern (Fig. 28) lassen sich anfänglich keine besonderen Änderungen feststellen und bei vielen der soeben beschriebenen Eier unterscheidet sich der Kern durch nichts vom normalen. Doch bereits nach kurzer Zeit treten auch im Kern Änderungen auf, welche einerseits auf der Lösung des Chromatins, andererseits auf gewissen Vorgängen in der achromatischen Substanz beruhen. Letztere verliert nämlich ihre normale Struktur, zerfällt in viele kleine Körnchen und erleidet schließlich eine augenfällige Quellung, so daß die Kernmembran zuletzt platzt und die Kernsubstanz sich nach außen ins Plasma ergießt. Diesen Prozeß veranschaulichen uns Fig. 28—36.

In Fig. 28 sehen wir den Beginn des cytolytischen Prozesses; im Kern bemerkt man fast gar keine Änderungen. An dem Bilde sieht man das Auswandern der Chromatinkörner aus dem Kern nach dem Plasma. Mit diesem Prozeß hat sich Schaxel (26) in seiner Arbeit über die Entwicklung der Echinideneier sehr eingehend befaßt; an der Hand derartiger Bilder deduziert er die Herkunft des sog. „extranukleären Chromatins“. Die Fig. 29, 32, 33, 34 zeigen die stufenweise Auflösung des Chromatins; während letzteres z. B. in Fig. 29 und 32 in Gestalt von kleinen, losen Körnchen erscheint, zeigt Fig. 34 nur noch die letzten, vereinzelt hier und da zerstreuten Reste desselben. Dasselbe Bild bietet uns

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

TABLE DES MATIÈRES.

Mai 1912.

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (*A*) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (*B*) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série *A* ... 8 K; Série *B* ... 10 K.

Les livraisons du «*Bulletin International*» se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie «Spółka Wydawnicza Polska» Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 7 K 60 h.

N° 6 *B*. JUIN 1912

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER
DER
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE
REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1912

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR
S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:
S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR: *Vacat.*

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,
b) Classe d'Histoire et de Philosophie,
c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Académie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński**,
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

16 września 1912.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1912. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

auch Fig. 33. Wenn wir aber die Struktur der achromatischen Substanz in den Fig. 28, 32, 33, und 34 miteinander vergleichen, so bemerken wir, daß sie ebenfalls ihre ursprüngliche netzige Struktur eingebüßt hat und in winzige Körnchen zerfällt, die in der Figur 34 mitunter so miteinander verschmolzen sind, daß der Kern den Eindruck einer einzigen, fast homogenen Masse macht.

In den Fig. 30 und 31 bemerken wir zwei Stadien des Platzens der Kernmembran und des Ausfließens der Kernsubstanz in das Eiprotoplasma. In Fig. 30 ist eine ziemlich beträchtliche Menge von Chromatin im Kern zu sehen, in Fig. 31 sieht man durch den weit klaffenden Riß in der Kernmembran die Kernsubstanz herausfließen und sich um den übriggebliebenen Kernrest herumlagern.

Die nach der Entleerung des Kerns zurückbleibende Membran zieht sich in zahllose Falten zusammen und schrumpft ein, und das, was vom Kern noch übriggeblieben ist, zeigt sehr verschiedenartige und höchst unregelmäßige Formen (Fig. 35). Im weiteren Verfolg der cytolytischen Änderungen finden wir im Eiplasma lose liegende, stark gerunzelte und zusammengeschrumpfte Reste der Kernmembran (Fig. 36).

Die Änderungen im Nukleolus verlaufen mit denen im übrigen Kern nicht gleichmäßig. Mitunter nimmt er schon in den Anfangsstadien der geschilderten Änderungen verschiedene, ganz anormale Formen an; es entstehen in ihm Vakuolen, oder er scheint manchmal sogar in kleine Körnchen zu zerfallen oder ganz zu zerfließen (Fig. 28, 36, 37, 38, 39 und 40).

In anderen Präparaten behält dagegen der Nukleolus seine normale Struktur länger bei; während des Platzens des Chromatins wird er dann zusammen mit der Kernsubstanz nach außen befördert und verbleibt dort, außerhalb des Kernes, unter den übrigen Fragmenten der Kernmembran (Fig. 35).

In Eiern, welche 5 Min. nach ihrer Übertragung in normales Seewasser fixiert wurden, ist der Ausfluß der sich mit Eosin färbenden Substanz schon weiter vorgeschritten, darum sieht man auch an den diesbezüglichen Präparaten sowohl in toto, als auch an Schnitten große, helle Tropfen, die das Plasma umgeben (Fig. 29).

Die weiteren Änderungen konnte ich in diesen Eiern nicht mehr beobachten.

Zusammenfassung der Beschreibung von Veränderungen in unreifen Eiern.

1) Der Vorgang der Cytolyse verläuft in unreifen Eiern prinzipiell in ähnlicher Weise, wie in reifen, eine Dottermembran bildenden Eiern, d. i. das Plasma zerfällt in gewisse Bestandteile, deren einer aus dem Ei herausfließt.

2) Im Kerne erleidet das Chromatin eine Auflösung, wobei die Membran aufspringt, und die ganze Kernsubstanz mit dem Nukleolus ergießt sich in das Plasma. Der Nukleolus und die Kernmembran widerstehen einer Auflösung am längsten.

III. Die Veränderungen in Echinideneiern unter der Einwirkung von Fettsäuren.

Die Veränderungen in Echinideneiern, welche durch Behandlung mit Buttersäure zur Membranbildung angeregt worden sind, hat schon Hindle (13) beschrieben.

Ganz ähnliche Bilder haben Retzius (24) in den reifen aber unbefruchteten Eiern von *Parechinus miliaris* und Godlewski (34) in Echinideneiern unter dem Einfluß der heterogenen Befruchtung beschrieben.

Ich fixierte die Eier vorwiegend einige, d. h. 2, 4, 7 und 22 Stunden nach Hervorrufung der Membran. Zwei Stunden nach der Membranbildung mit Hilfe von Essigsäure waren im Plasma noch keine Veränderungen zu sehen. Der Kern befand sich bei den meisten Eiern im Stadium der Teilung, jedoch konnte ich bipolare Figuren nirgends antreffen, vielmehr waren sie fast überall monozentrisch, ähnlich, wie es Hindle beobachtet hat. Die Tochterchromosomen treten nicht auseinander, sondern quellen auf und fließen zuletzt zu einem einheitlichen Tochterkern mit doppelter Chromosomenzahl zusammen. Mitunter trifft man auch zwei Kerne an, die aber sehr dicht beieinander liegen und später ebenfalls zu einem einzigen zusammenfließen. In Eiern, welche nach 4 Stunden fixiert worden sind, begegnen wir auch nur einem einzigen Kern, der aber noch größer ist als der soeben geschilderte; in einigen sieht man noch karyokinetische Figuren, die aber gleichfalls anormal sind; manchmal sind sie ebenfalls monozentrisch, vorwiegend aber pluripolar mit sehr schwacher Strahlung. Die

Zahl der in den obigen karyokinetischen Figuren angetroffenen Chromosomen beträgt ungefähr 72, ist also viermal größer als in unbefruchteten Eiern.

Im Plasma von Eiern, welche zu derselben Zeit fixiert wurden, sehen wir eine deutliche Strahlung, welche in Gestalt von zahlreichen, meistens in der peripherischen Plasmapartie gelagerten Cytastern auftritt.

An Präparaten von Eiern, die nach sieben Stunden fixiert wurden, machen sich schon ziemlich beträchtliche Unterschiede sowohl zwischen den einzelnen Eiern selbst, als auch zwischen den bisher beobachteten Bildern bemerkbar.

Eine der charakteristischesten Änderungen, die sich in diesen Eiern beobachten lassen, ist die Anhäufung der Körnchen des „extranukleären Chromatins“. Diese Anhäufung vollzieht sich in der Richtung nach der Peripherie zu, wo die Körnchen entweder einzelne größere oder kleinere Komplexe bilden oder sich in kompakter Schicht gleichmäßig um die Peripherie herum anordnen, wodurch die Mitte des Eies bedeutend blässer wird, und erst in diesem Stadium kann man bei stärkeren Vergrößerungen ihre schäumige Struktur feststellen, wie sie bereits früher von Bütschli, Wilson und Schaxel dargetan worden ist. (Fig. 14, 15, 17, 18, 20).

Da sich diese Anhäufung in unseren Präparaten von Eiern, die der Einwirkung von Essigsäure ausgesetzt waren, nur sehr langsam vollzieht, so sind wir imstande, die ganze Skala der Körnchengruppierungen von ihrer normalen Anordnung an bis zu den wirren Konglomeraten an der Peripherie genau zu verfolgen.

Einige von diesen Übergangsstadien von Körnchengruppierungen zeigen die Fig. 13—18.

Auf einen Umstand sollte man m. E. besonders sein Augenmerk richten, nämlich auf das Verhältnis zwischen der Substanz, aus welcher die Cytasterstrahlen bestehen, und den Körnchen, welche nach der Eiperipherie hin wandern.

Die Beobachtungen vieler Autoren, wie z. B. Wilson's (**29**, **30**) bei *Toxopneustes*, Gurwitsch (**7**) bei *Polyclada*, Boveri's (**1**, **2**) bei *Ascaris*, haben sie zu der Überzeugnug geführt, daß die völlig homogenen Strahlen aus Cytoplasmakörnchen von Mikrosomen entstehen, welche zu dieser homogenen Substanz miteinander verschmelzen können. Boveri sagt z. B.: „Die neuen Stadien bilden sich durch Neugruppierung der Körnchen oder Knötchen

zu radial auf die neuen Zentren eingestellten Linien, die anfangs nur sehr spärlich, kurz und undeutlich sind, um sich mit der weiteren Entfernung der Zentrosomen mehr und mehr auszuprägen". Es ist also sehr leicht möglich, daß die verschwindenden Strahlen in Körnchen zerfallen. Solch eine Tatsache hat auch wirklich Ružička (25) bei Meerschweinchenleukocyten an Präparaten, die in vivo gefärbt waren, beobachtet. M. E. kann man zu ähnlichen Schlußfolgerungen auch auf Grund meiner Präparate gelangen.

Vier Stunden nach der Membranbildung konnte man in einigen Eiern das Vorhandensein einer großen Anzahl von Cytastern feststellen; nach 7 Stunden ist die Zahl der Cystaster führenden Eier bedeutend größer, und einige unter ihnen weisen schon weiter gehende Änderungen auf. Fig. 13 zeigt ein Ei, in dessen Plasma eine große Menge von kurzen Fäserchen zu sehen ist, die sehr verschieden orientiert sind, indem sie sich bald kreuzen, bald um einen bestimmten Punkt strahlenförmig angeordnet erscheinen. Diese Fäserchen bestehen vorwiegend aus einer homogenen Substanz und nur in vereinzelten Fällen scheinen sie in einzelne Körnchen zu zerfallen, die anfänglich reihenweise angeordnet sind, später aber ganz lose nebeneinander liegen (Fig. 16, 17). Solchen Bildern, wie sie die Fig. 13, 16 und 17 darstellen, begegnen wir 7 Stunden nach der Membranbildung ziemlich häufig.

Was den Ursprung dieser Fäserchen anbelangt, so glaube ich, daß es veränderte, zerstreute Cytasterstrahlen sind. Allerdings spricht Schaxel (27) ganz ähnliche Bilder als Chondriosomen an, welche aus perlschnurartig aneinander gereihten Körnchen bestehen, jedoch traten dort die Fäserchen bei Färbung nach Benda nur in geringer Anzahl auf und waren über das ganze Plasma lose verstreut, während die nach der Einwirkung von Fettsäuren entstehenden Fasern in großer Menge auftreten, wobei sie sich oft kreuzen oder unregelmäßig-strahlige Figuren bilden. Dabei muß noch ausdrücklich betont werden, daß diese Präparate genau in der gleichen Weise fixiert, d. i. in Boveri'scher Flüssigkeit, und ebenso gefärbt (Hämatoxylin nach Heidenhain und Eosin) wurden, wie Hunderte von anderen Präparaten, und trotzdem fanden sich die genannten Gebilde nur in diesen Eiern allein vor; wie überdies aus Fig. 13 und 17 zu ersehen ist, befanden sich die Kerne gerade dieser Eier im Zustand der Mitose, wobei aber die Strahlung um sie herum vollständig fehlte.

Eine ähnliche anormale Anordnung der Strahlen ist schon von verschiedenen Autoren beschrieben worden. So konnte Kostanecki bei *Cerebratulus* und Echinodermen (17), ebenso wie ich (15) beobachten, daß unter dem Einfluß hypertonischer Lösungen die Strahlenbündel vereinzelt in Gestalt von kleinen Besen von dem Centrosom ziemlich weit entfernt liegen und mit ihm beinahe in gar keiner Verbindung stehen.

Dagegen kann man der von Schaxel vertretenen Ansicht zustimmen, daß diese Fasern, ebenso wie die Chondriokonten, in Körnchen zerfallen und mit ihnen in genetischem Zusammenhang stehen.

Noch ein Umstand springt hier in die Augen, daß nämlich das Moment der Desorientierung der Cytasterstrahlen ungefähr mit dem Moment des Auftretens der zentrifugalen Tendenz der Körnchen des „extranukleären Chromatins" zusammenfällt. Die Fig. 13, 17, 15 und 14 stellen die ungefähre Reihenfolge der Bilder dar, welche für diesen Zusammenhang sprechen. Fig. 16 zeigt uns unter bedeutend stärkerer Vergrößerung das Bild der Struktur dieser Fäserchen.

In Fig. 17 sehen wir an der Peripherie schon eine ziemlich beträchtliche Anhäufung von Körnchen, zwischen ihnen und dem Kern bemerkt man einen erheblichen Teil von Fäserchen, von denen einige noch die unregelmäßig-strahligen Figuren bilden.

In Fig. 14 und 15 sind keine Strahlen mehr zu sehen, sondern nur Streifen oder Schichten, welche aus Körnchen von verschieden dichter Anhäufung bestehen. In der Mitte des Plasmas fehlen sie fast ganz, dieses färbt sich hier bedeutend heller und zeigt deutlich eine wabige Struktur.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß nicht in allen Eiern der Prozeß der Anhäufung des „extranukleären Chromatins" an der Peripherie von Störungen im Archoplasma und in der Wanderung der Strahlen begleitet wird, denn die Cytaster traten nicht in allen Eiern auf; schließlich ist noch die eine Möglichkeit zu berücksichtigen, daß nämlich der Prozeß der zentrifugalen Tendenz auf den Augenblick des Ruhezustandes im Kern fallen konnte, wo letzterer von Strahlen nicht umgeben war.

Mit zunehmender Ansammlung der Körnchen an der Peripherie beginnen sich kleinere Plasmapartieen, besonders solche, die noch eine größere Menge von Körnchen besitzen, von dem übrigen Ei

loszulösen[1]). Dieser Prozeß verläuft in der Weise, daß sich einzelne Plasmateile zu größeren oder kleineren Kugeln aufblähen und dann abgestoßen werden, oder daß ganze Randpartieen von diversen Formen von dem übrigen Plasma durch Bildung von Scheidewänden losgetrennt werden. Alle abgestoßenen Extraovate besitzen eine scharfe Oberflächenkontur und sind mit einer deutlich erkennbaren Membran versehen; sie sammeln sich in dem Zwischenraume zwischen dem Protoplasma und der Eimembran an.

Die Extraovate bilden sich auf der ganzen Eioberfläche. Nachdem sich eine Reihe gebildet hat, entsteht eine zweite, eine dritte Reihe u. s. w., bis schließlich das ganze Plasma zu einer großen Menge von Kugeln zerfallen ist (Fig. 11, 12, 18, 20). Hinsichtlich ihres inneren Baues stellt jede Kugel einen Teil des fast völlig unveränderten Protoplasmas von körniger, oder wo die Körnchen des „extranukleären Chromatins" fehlen, von wabiger Struktur dar. Nach jedesmaliger Abstoßung der Extraovate bedeckt sich das Ei mit einer frischen Membran; die zweite Reihe der Extraovate bildet sich also zwischen dieser zweiten Membran und dem übrigen Rest des Eies, so daß häufig zwischen zwei aufeinanderfolgenden Reihen von Extraovaten die feine, glänzende, homogene Membran zu sehen ist.

Dieselben Veränderungen treten in geringer Menge von Eiern schon in einigen Minuten (10—20) nach der Wirkung von Chloroform auf (Fig. 11, 12). Die Kerne dieser Eier so wie derjenigen nach der Wirkung von Fettsäuren erleiden keine größeren Änderungen (Fig. 11), nur fehlt bei den in der Mitose befindlichen die Strahlung vollständig und die Chromosomen, welche mitunter zusammenfließen, liegen frei im Protoplasma (Fig. 13, 17).

An Schnitten von Eiern, welche 16 Stunden nach der Membranbildung fixiert wurden, sieht man, daß fast alle Eier im Zerfall begriffen sind, d. h. sie sind in eine große Menge von Kugeln verschiedener Größe geteilt. Die einen von ihnen besitzen größere Anhäufungen von den sich mit Hämatoxylin färbenden Körnchen, bei anderen wiederum sind die Anhäufungen geringer und nehmen nur einen Teil der Kugeln ein, bei einigen schließlich fehlen sie fast gänzlich (Fig. 18 und 20).

[1]) Da dieselben Veränderungen in geringer Menge von Eiern nach Einwirkung von Chloroform auftreten, werde ich sie auch in diesem Kapitel beschreiben.

In diesen Eiern haben die Kerne bereits tiefgreifende Änderungen erfahren; so ist das Chromatin, welches, wie wir wissen, in bedeutender Menge vorhanden war, zu einer einzigen großen Masse zusammengeflossen, welche fast den ganzen, sich jetzt ganz schwarz färbenden Kern ausfüllt. Nur in vereinzelten Eiern findet man im Plasma einzelne kleine Körnchen oder sogar Karyomeren, welche den obigen Änderungen noch nicht anheimgefallen sind.

Unter den soeben geschilderten Eiern trifft man hie und da auch solche an, welche nach der Membranbildung sich in 2—4, ja sogar in 8 Zellen geteilt haben, die aber inzwischen, d. h. während der 16 Stunden, genau dieselben Änderungen erlitten haben, wie die eben geschilderten, nur mit dem Unterschiede, daß hier jedes Blastomer einzeln diese Änderungen durchzumachen hatte.

Ein besonderes Interesse verdienen nur diejenigen Änderungen, die ich 24 und 27 Stunden nach der Membranbildung beobachtet habe. An Präparaten von Eiern nämlich, die in diesen Stadien fixiert wurden, treten noch weitere cytolytische Änderungen zutage, die bisher fast gar nicht beobachtet werden konnten. Diese Änderungen bestehen darin, daß in den Kugeln, in welche die Eier zerfallen waren, eine ziemlich deutlich ausgeprägte Vakuolisierung entsteht, während die Körnchen des „extranukleären Chromatins“ ineinander zusammenfließen und besonders dort, wo sie in größeren Mengen angehäuft waren, eine fast homogene, sich mit Hämatoxylin intensiv färbende Masse bilden. Solche Bilder wie Fig. 19 erinnern lebhaft an die Fig. 2 und 3, nur daß dort die Vakuolisierung das ganze Plasma gleichzeitig ergriffen hat, hier dagegen jede Kugel einzeln. Überdies waren in den Fig. 2, 3 und 4 die Körnchen des „extranukleären Chromatins“ über das ganze Plasma gleichmäßig verteilt, hier dagegen sind sie in gewissen größeren Gruppen angesammelt, was den einzelnen Plasmapartieen ein verschiedenes Aussehen gibt. In den Vakuolenwandungen sieht man auch winzige Cytoplasmakörnchen verstreut. Man beobachtet dies sowohl in denjenigen Kugeln, welche nur sehr geringe Mengen von Körnchen besaßen, als auch in jenen, die sie in größerer Anzahl aufzuweisen hatten. Jedoch nur in den letzteren waren die Körnchen teilweise zusammengeflossen, stellten eine fast homogene Masse dar und zerstreuten sich erst von hier aus längs der Alveolenwandungen nach der Peripherie dieser Kugeln (Fig. 19).

An Präparaten, welche nach 24 Stunden fixiert wurden, sieht

man solche Bilder nur in einem Teil der Eier, während nach 27 Stunden fast durchweg alle Eier derartige Änderungen erfahren haben. In einigen von ihnen sieht man sogar noch weiter gehende Änderungen, welche an die Fig. 4 und 7 erinnern, da die einzelnen Kugeln in noch kleinere Kügelchen oder Körnchen zerfallen, zwischen denen eine sich mit Eosin intensiv färbende Substanz gelagert ist. Wir sehen also, daß auch hier der Prozeß des Ausfließens und Auflösens einer Grundsubstanz in ähnlicher Weise stattfindet, wie in Eiern nach Chloroformeinwirkung; derselbe würde also als eine Folgeerscheinung zu deuten sein, die eine geraume Zeit (20—30 Std.) nach dem Zerfall des Eies in kleine Kugeln auftritt.

Fig. 41 gibt uns das Bild eines Eies, welches nach der Einwirkung der Propionsäure 27 Stunden im Wasser gelegen ist und welches in einzelnen Plasmakugeln einen weiteren Zerfall in winzige Körnchen zeigt. Nachdem der Zerfall der Plasmakugel fortgeschritten ist, bleiben ringförmige, helle, homogene Membranen zurück, die noch einige Zeit keiner Veränderung unterliegen.

Zusammenfassung des II. Kapitels.

1) Im Einklang mit den Resultaten von Hindle bemerkte ich, daß in den Seeigeleiern unter der Einwirkung von Fettsäuren der Kern zur Teilung angeregt wird, jedoch unregelmäßige, überwiegend monozentrische Figuren erzeugt. Innerhalb einiger Stunden kann er sich mehrfach teilen, aber die Tochterchromosomen vereinigen sich zu einem großen Kern.

2) Die in 4 bis 7 Stunden nach der Ausbildung der Membran eintretenden Veränderungen beruhten (ähnlich wie es von Hindle, Retzius und Godlewski angegeben wurde) auf Anhäufungen der feinkörnigen, mit Hämatoxylin sich färbenden Substanz gegen die Peripherie hin.

3) Mit dem Eintritt der zentrifugalen Tendenz in dem Plasma zeigen sich in der den Kern umgebenden Strahlung Störungen, die Strahlen entfernen sich vom Kerne und zerfallen in kleine Körnchen, die sich ebenfalls gegen die Peripherie begeben.

4) Hand in Hand mit dem Ansammeln an der Peripherie der feinkörnigen und sich mit Hämatoxylin färbenden Substanz zerfällt das Ei in Kugeln mit verschiedener Menge dieser Substanz

5) Diese Kugeln besitzen, so wie es bereits Retzius und Godlewski beobachteten, den normalen Plasmabau.

6) Der Kern unterliegt während dieses Prozesses fast keinen Veränderungen.

7) In einigen zwanzig Stunden nach dem Beginne der Wirkung der Fettsäuren nehmen diese Kugeln eine deutliche wabige Struktur an und unterliegen ähnlichen Veränderungen, wie sie nach Behandlung mit Chloroform und Benzol beschrieben worden sind.

8) Obige Veränderungen verlaufen in gleicher Weise in Eiern mit und ohne Membran.

III. Allgemeiner Teil.

Wenn wir die obigen Resultate zusammenfassen, so können wir auf Grund derselben die Behauptung aufstellen, daß ohne Rücksicht darauf, ob sich die Membran auf den Eiern gebildet hat oder nicht, sich unter den beschriebenen Bildern zwei voneinander verschiedene Prozesse unterscheiden lassen, die bisher beide als Cytolyse bezeichnet wurden.

Der eine von diesen Prozessen tritt in Eiern auf, welche mit Benzol und Chloroform behandelt wurden, außerdem noch in den letzten Phasen nach der Einwirkung von Fettsäuren. In allen diesen Versuchsgruppen kann man nämlich feststellen, daß das Plasma in zwei verschiedene Substanzen zerfällt, von denen die eine aus dem Ei herausfließt, die andere dagegen, von wabiger Struktur, ihre Waben immer mehr vergrößert, d. h. quillt, um schließlich in kleine Kügelchen zu zerfallen.

Außer diesem beobachten wir noch einen zweiten Prozeß, welcher in der Anhäufung von Körnchen des „extranukleären Chromatins“ und der Bildung von zahlreichen Extraovaten besteht. Derartige Änderungen treten in der Regel auf nach der Einwirkung von Fettsäuren, ferner bei einem geringen Teil von mit Chloroform behandelten Eiern und schließlich noch in ausgereiften, aber unbefruchteten Eiern.

Was wäre mithin als „cytolytischer Prozeß“ aufzufassen und worin besteht das Wesen dieses Prozesses?

Die Ansichten der Autoren, die sich mit dieser Frage näher befaßt haben, gehen in der Beantwortung derselben ziemlich weit

auseinander. Knaffl-Lenz, welcher den Mechanismus der Cytolyse studiert hat, sagt, „daß die Cytolyse... in den meisten Fällen wohl durch eine Verflüssigung der Lipoide und nachheriges Quellen des Protoplasmas durch Wasseraufnahme bedingt ist."

Ungefähr dieselbe Ansicht vertritt auch Loeb (**19**). Dagegen tritt Retzius einer derartigen Auffasung des Begriffs der Cytolyse direkt entgegen und behauptet auf Grund seiner eigenen cytologischen Untersuchungen, daß die Cytolyse auf „einer fortgesetzten Scheidung des Protoplasmas und der Dotterkörnermasse" beruhe, welcher Prozeß zum Zerfall des Eies in eine große Anzahl von Kugeln führe; nach seiner Ansicht „stellen sie keinesfalls nur Tropfen einer aus dem Ei sezernierten flüssigen Substanz dar, sondern sind strukturierte Teile des Eies selbst."

Wie die obigen Begriffsbestimmungen der Cytolyse zeigen, haben beide Autoren unter einem einzigen Begriff zwei verschiedene Erscheinungen zusammengefaßt, von denen ich auf Grund meiner eigenen cytologischen Untersuchungen glaube annehmen zu müssen, daß sie sich auf zwei verschiedene Formen von nekrobiotischen Änderungen beziehen. Die Definition von Knaffl-Lenz trifft nämlich nur für eine Gruppe von cytologischen Bildern zu, und zwar für diejenigen, welche nach der Einwirkung von Benzol und Chloroform beobachtet worden sind, während dagegen die von Retzius gegebene Begriffsbestimmung sich auf andere cytolytische Bilder bezieht, und zwar diejenigen, welche unter dem Einfluß von Fettsäuren, teilweise auch von Chloroform sowie in ausgereiften, aber unbefruchteten Eiern auftreten. Auf Grund dessen glaube ich auch, daß wir es im vorliegenden Falle mit zwei verschiedenen Prozessen zu tun haben, und möchte darum vorschlagen, diese beiden Prozesse begrifflich voneinander zu trennen und als „Cytolyse" denjenigen Vorgang zu bezeichnen, wo das Protoplasma in gewisse Bestandteile, die dann voneinander getrennt werden, zerfällt; für den zweiten Prozeß dagegen erscheint mir viel angebrachter die Bezeichnung „Cytoschise" oder „Plasmoschise", denn es handelt sich hier tatsächlich nur um eine „Spaltung" des Eies in kleinere Teile von normaler Plasmastruktur, die vor der Hand wenigstens keine augenfälligen Änderungen im Kern zur Folge haben.

Die Knaffl-Lenz'sche Hypothese stützte sich teilweise auf experimentelle Daten, teilweise auf rein theoretische Erwägungen, erfreute sich jedoch bisher keiner genügenden Unterstützung in den cytologischen Forschungen.

Um die Natur der beiden Plasmabestandteile näher kennen zu lernen, brachte Knaffl-Lenz die Eier auf 5—10 Minuten in auf 45° angewärmtes Wasser. Er konnte alsdann wohl eine Ausscheidung von glänzenden Tröpfchen aus dem Ei, nicht aber eine Quellung des Eies beobachten. Ein ähnliches Resultat erhielt er, wenn er die Eier eine kurze Zeit hindurch in schwachen Sublimat- oder Formalinlösungen verweilen ließ. Auf Grund dieser Tatsachen gelangt dieser Autor zu der Schlußfolgerung, daß die Substanz, welche bei einer Temperatur von 45°, bezw. in Sublimat- oder Formalinlösungen koaguliert, irgend ein Eiweißstoff sein müsse, während die andere, welche von diesen Faktoren nicht beeinflußt wird, von lipoidaler Natur sei. Diese Lipoide bleiben in gewöhnlichem Meerwasser lange Zeit unverändert.

Den Mechanismus des cytolytischen Prozesses erklärt Knaffl-Lenz folgendermaßen: „Das Protoplasma ist reich an Lipoiden, es ist wahrscheinlich der Hauptsache nach eine Emulsion aus diesen und Proteinen. Jeder chemische und physikalische Eingriff, der imstande ist, die Lipoide zu verflüssigen, ruft Cytolyse des Eies hervor. Das Protein des Eies kann nur dann wesentlich quellen oder sich lösen, wenn der Aggregatzustand der Lipoide durch chemische oder physikalische Agenzien verändert wurde."

Loeb schließt sich der obigen Knaffl-Lenz'schen Hypothese an.

In struktureller Hinsicht betrachtet auch Loeb das Protoplasma als eine Emulsion, doch „ist noch" — seiner Ansicht nach — „eine andere Möglichkeit vorhanden, nämlich daß Lipoid und Eiweiß in loser chemischer Verbindung sind. Die Trennung dieser Verbindung würde dann das Eiweiß quellbar machen. Freilich dürfte dabei die Aufhellung, die bei der Cytolyse erfolgt, nicht so einfach ihre Erklärung finden, wie bei der Annahme, daß die kleinen Tropfen zusammenfließen."

Beim Vergleich der obigen Ergebnisse von Knaffl-Lenz und Loeb mit den unsrigen cytologischen Nachforschungen bemerken wir eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung zwischen den ersteren und den von uns an Schnitten beobachteten Prozessen bei

der Mehrzahl der Eier nach ihrer Behandlung mit Benzol und Chloroform, sowie in den Endphasen nach der Einwirkung von Fettsäuren.

Ohne auf die chemische Natur der Zerfallprodukte des Eiprotoplasmas näher einzugehen, können wir feststellen, daß es zuerst unter dem Einfluß der obengenannten chemischen Agenzien in zwei verschiedene Substanzen zerfällt, von denen die eine nachher nach Art der Knaffl'schen Lipoide in feinkörnigem Zustande in Gestalt von hellen Tröpfchen aus dem Ei herausfließt, die andere dagegen, welche die Wabenwände bildet, immer mehr quillt, wodurch die Waben an Größe zunehmen und erst später gänzlich zerfallen.

Diese Änderungen erleidet nicht nur das Protoplasma, sondern auch der Kern. Das Chromatin wird nämlich gleichfalls gelöst, und auch die achromatische Substanz verliert ihre ursprüngliche Struktur und zerfällt in eine flüssige, feinkörnige Masse. Der Nukleolus widersteht vielleicht am längsten irgend welchen Änderungen, doch nach einiger Zeit gelangt auch er zur Auflösung.

Nach diesen chemischen Umwandlungen tritt eine „Zustandsveränderung“ ein, die zur Folge hat, daß die innerhalb der Waben befindliche Substanz nach außen herausfließt. Von der Quellung der anderen Substanz zeugt die ständige Vergrößerung ihrer Waben.

Die zu dieser Zeit im Kern vor sich gehenden Änderungen bestehen darin, daß die Kernmembran platzt und die Kernsubstanz sich ins Plasma ergießt. Die Kernmembran selbst bleibt hingegen längere Zeit hindurch unverändert.

Gleichzeitig damit wird auch das sog. „extranukleäre Chromatin“ aufgelöst, während anfänglich nur der Koagulationsprozeß dieser Substanz wahrzunehmen war. Genauer kann man diese Vorgänge in Fig. 4, 9, 19 beobachten.

Die Membranbildung scheint in diesem Prozesse von großer Bedeutung zu sein, denn sie ist für die „Zustandsveränderung“ gleichsam mitbestimmend, wie wir das aus einem Vergleich zwischen der Gruppe A einerseits, wo die Eier mit Chloroform und Benzol behandelt wurden, und der Gruppe B anderseits ersehen können.

In der letzten Gruppe nämlich, wo die Eier keine Membran gebildet haben, beobachten wir zwar ebenfalls den Zerfall und die Vakuolisierung des Plasmas, von einem Ausfließen einer sich mit Eosin rosarot färbenden Substanz aus dem Ei ist jedoch hier

nichts zu sehen, vielmehr verbleibt dieselbe in der Eimitte und nur bei vereinzelten Eiern sammelt sie sich in den peripherischen Partieen in größeren Mengen an.

Derselbe Unterschied in dem Verhalten dieser beiden Gruppen äußert sich auch in den im Kern stattfindenden Änderungen, denn in der zuletzt besprochenen Gruppe (B) werden das Chromatin und die achromatische Substanz nur gelöst, ergießen sich aber nicht ins Plasma, und ebensowenig wird auch die Kernmembran hier zerrissen.

Unreife Eier verhalten sich etwas verschieden, denn sie bilden auf ihrer Oberfläche keine Membran; trotzdem geht die Ausscheidung der sich mit Eosin färbenden Substanz aus dem Ei ziemlich energisch und in reichlicher Menge vonstatten. Auch die Änderungen im Kern verlaufen in genau derselben Weise wie bei membranbildenden Eiern: das Chromatin und die achromatische Substanz werden gelöst, und sobald die Kernmembran platzt, ergießen sich die Kernsubstanzen ins Plasma.

Über den Zusammenhang zwischen Membranbildung und Cytolyse gibt uns wenigstens bis zu einem gewissen Grade die Arbeit von Harvey (9) Aufklärung. Der Prozeß der Membranbildung besteht nach diesem Autor aus zwei verschiedenen Vorgängen, und zwar derart, das zuerst die Membran als solche gebildet wird und sich dann erst von der Eioberfläche abhebt. Das zur Quellung der Membran erforderliche Wasser wird aus der Umgebung des Eis bezogen. Eine wesentliche Bedingung für die Quellung der Membran liegt mithin in der Vergrößerung der Permeabilität der Membransubstanz für Wasser; überall da also, wo die Membran vom Ei abgehoben worden ist, muß auch unbedingt der Zutritt des Wassers von außen vergrößert worden sein.

So sehen wir in den Fällen, wo eine Membran gebildet und die Wasseraufnahme erleichtert wurde, eine rasche Quellung der einen Substanz und die Ausscheidung der anderen. Wo hingegen keine Membran gebildet wurde und das Wasser in das Eiinnere nicht eindringen konnte, dort ist es nur beim Zerfall des Plasmas geblieben. Es folgt daraus ein Schluß, daß der Zerfall selbst von der Membranbildung unabhängig ist und ihr vorausgeht.

Was die unreifen Eier anbelangt, so sind wir genötigt anzunehmen, daß in ihnen ganz abweichende Verhältnisse bestehen, die entweder mit einem verschiedenartigen Zustande ihres Protoplas-

mas oder mit einer anders eingestellten Permeabilität der Rindenschicht ihres Eiplasmas im Zusammenhang stehen. Man könnte auch vermuten, daß die vorher auf Seite 544 beschriebene Differenzierung der peripheren Schicht des Plasmas und Veränderungen, die dann in ihr auftreten, nicht in einem Zusammenhang mit der Vergrößerung ihrer Wasserpermeabilität stehen.

Die hier unter dem Namen der Cytolyse geschilderte Erscheinung erinnert lebhaft an den Prozeß der sog. Entmischung der Kolloide, welcher von Bütschli (3, 4), Hardy (8) und Wo. Ostwald (23) gelegentlich ihrer Untersuchungen über die Gerinnung und Lösung von Gelatine und Eiweiß beschrieben wurde.

In ähnlicher Weise verläuft der von Verworn (28) unter dem Namen des „körnigen Zerfalls" der Pseudopodien von *Thalassicola* beschriebene Prozeß. „Diese Erscheinung erinnert ganz außerordentlich an die Vorgänge, die bei der Gerinnung kolloidaler Substanzen, wie Eiweiß, Gelatine usw. auftreten".... „Bei der Gerinnung dieser homogenen Körper tritt ebenfalls die gleiche Scheidung zweier verschiedener Substanzen ein, und zwar in ganz analoger Weise, indem durch Kontraktion der kolloiden Substanz die wässerige Flüssigkeit in Form von zahllosen kleinen Vakuolen ausgepreßt wird, so daß die geronnene Masse eine typische Wabenstruktur gewinnt".

Was die Natur der Substanzen anbelangt, in welche das Protoplasma während der Cytolyse zerfällt, so sind die Annahmen von Knaffl-Lenz nicht hinreichend begründet, und doch wäre die Kenntnis ihrer chemischen Zusammensetzung, als der ersten Produkte dieses Zerfalls, von außerordentlich großem Interesse, denn sie würde uns vielleicht ermöglichen, die chemische Struktur des Plasmas selbst näher kennen zu lernen.

Indem wir nun zur Untersuchung oder vielmehr zur Erörterung des zweiten Prozesses, d. i. des Cytoschise oder Plasmoschise übergehen, müssen wir vor allem darüber klar werden, welche Rolle in diesem Prozeß das „extranukleäre Chromatin" spielt.

Ähnlich wie das letztere verhielt sich der Dotter in den von Retzius beschriebenen Prozessen, sowie die Cytoplasmakörnchen in den von Hindle angegebenen Fällen[1]).

[1]) Godlewski (34) hat auch ganz gleiche Anhäufungen der sich mit Hämatoxylin färbenden Substanz beobachtet.

Schon während des cytolytischen Prozesses unter dem Einfluß von Chloroform und Benzol bildeten die Körnchen der „extranukleären Substanz" Anhäufungen, die dann mit der Substanz der Wabenwände zusammenflossen und bald homogene, bald feinvakuolisierte Kugeln bildeten.

Deutlichere Änderungen, die zu erheblichen Störungen in der Gruppierung dieser Substanz führen, treten erst während der eigentlichen Cytoschise auf, und zwar sowohl in der bereits erwähnten wenig zahlreichen Gruppe von Eiern, die mit Chloroform behandelt wurden, als auch fast in allen mit einbasischen Fettsäuren behandelten Eiern.

Die in dem II. Kapitel beschriebenen Änderungen sind charakterisiert durch die Anhäufung der Körnchen an der Eiperipherie, wo sie entweder die ganze peripherische Schicht einnehmen, oder sich zu größeren oder kleineren Komplexen zusammenballen.

Diese Änderungen in der räumlichen Anordnung der Körnchen scheinen auf den Kern ohne jeglichen Einfluß zu sein, denn er behält seine chemischen und strukturellen Eigenschaften unverändert bei (Fig. 11, 12, 14, 15, 17, 18, 20).

Dieser Prozeß setzt nicht sofort nach der Einwirkung der Säuren ein, sondern erst nach mehreren (4—7) Stunden; nach der Einwirkung von Chloroform dagegen beginnt er bedeutend früher, und zwar schon nach 10—20 Minuten.

Die Membranbildung scheint auf diesen Prozeß keinen Einfluß auszuüben, denn er verläuft stets in der gleichen Weise, ohne Rücksicht darauf, ob sich die Membran gebildet hat oder nicht.

Von welchen Umständen dieser Prozeß abhängig ist, konnte ich nicht feststellen, indessen möchte ich darauf aufmerksam machen, daß er gleichzeitig mit den Störungen in der zentripetalen Tendenz des Archoplasmas auftritt, welches sowohl um den Kern als auch um die zahlreichen Cytaster Strahlen bildet.

In den Fig. 11—20 sind die soeben beschriebenen Änderungen dargestellt, wobei uns dieselben gleichzeitig auch die weiteren Folgen der Cytoschise, d. h. den Zerfall des Eies in eine große Menge von Kugeln verschiedener Größe veranschaulichen. Der letztere Prozeß beginnt jedoch erst mit dem Augenblick, wo sich das „extranukleäre Chromatin" in größeren Mengen an der Peripherie angehäuft hat.

Retzius unterscheidet bei der Beschreibung desselben Pro-

zesses in ausgereiften, aber unbefruchteten Eiern von *Parechinus miliaris* zwei Momente in demselben, und zwar einerseits das Zusammenschmelzen der Dotterkörnchen zu immer größeren und stärkeren „Balken", anderseits die Abwanderung dieser ganzen Substanz nach der Eiperipherie.

Dasselbe ergibt sich auch aus meinen obigen Darlegungen. Bei Berücksichtigung dieser beiden Momente gelangen wir zu der Annahme, daß im Plasma dieser Eier gewisse Änderungen stattfinden, welche die Koagulation des „extranukleären Chromatins" oder Dotterkörnchen zur Folge haben; dadurch verringert sich aber auch die Oberflächenspannung zwischen der Masse der körnchenbildenden Substanz und dem übrigen Plasma, und eben diese Verringerung der Oberflächenspannung verursacht höchstwahrscheinlich die Verschiebung dieser Substanz nach der Eiperipherie zu.

Auch die weiteren Änderungen, welche auf dem Zerfall des Eis in einzelne Protoplasmakugeln mit größeren oder kleineren Körnchenanhäufungen beruhen, scheinen gleichfalls nichts Anderes zu sein, als weitere Folgeerscheinungen ebenderselben Störungen in der Oberflächenspannung zwischen diesen beiden Bestandteilen des Eiprotoplasmas.

Zusammenfassung.

Auf Grund aller angeführten Tatsachen können wir folgende Schlüsse ziehen.

1) In den bisher unter dem Namen der Cytolyse beschriebenen Erscheinungen muß man zwei Prozesse unterscheiden: eine Cytolyse und eine Cytoschise.

2) Als Cytolyse muß man solche Veränderungen bezeichnen, wie die oben nach Einwirkung von Chloroform, Benzol und in den Endphasen nach Fettsäuren beschriebenen.

3) In den Bereich der Cytoschise gehören Veränderungen, die in den Eiern nach Behandlung mit Fettsäuren und in sehr wenigen Eiern nach Chloroformwirkung eintreten.

4) Die Cytolyse kann sowohl bei reifen als unreifen Eiern stattfinden.

5) Die Entstehung der Eimembran spielt bei der Cytolyse eine ziemlich bedeutende Rolle, wahrscheinlich infolge gesteigerter Wasserdurchlässigkeit durch ihre Substanz.

6) Die Erscheinung der Cytoschise verläuft ganz unabhängig von der Bildung der Membran.

Aus dem Histologisch-embryologischen Institut Lemberg. (Direktor Prof. Dr. W. Szymonowicz).

Literaturverzeichnis.

1) Boveri Th. Über die Polarität des Seeigeleies. Verhandl. d. phys. med. Gesell. zu Würzburg, 1901 und Zool. Jahrbuch, 1901.

2) — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz, 1904.

3) Bütschli O. Untersuchungen über mikroskopische Schäume. Leipzig 1892.

4) — Untersuchungen über Strukturen, mit Atlas. Leipzig 1898.

5) Flemming W. Zelle. Merkel und Bonnet, Ergebnisse, I—VII, 1891—1897.

6) Godlewski E. (jun.). Über den Einfluß des Spermas der Annelide *Chaetopterus* auf die Echinideneier u. s. w. Bull. de l'Académie des Scienc. de Cracovie, 1910.

7) Gurwitsch Al. Morphologie und Biologie der Zelle, 1904.

8) Hardy. On the structure of cell-protoplasma. Journ. of Physiol. T. XXIV, 1899.

9) Harvey Newton E. The mechanism of membrane formation and other early changes in developing sea urchins eggs et c. Jour. of exper. Zoology, Vol. 8. 1910.

10) Herbst C. Über die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern. I. Mitteilung. Biol. Zentralbl., Bd. XIII, 1893.

11) — II. Mitteilung. Mitteilungen aus der Zool. Stat. zu Neapel, Bd. XVI, 1904.

12) Hertwig O. u. R. Über die Befruchtungs- und Teilungsvorgänge des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agenzien. Jenaische Zeitschr., Bd. XX, 1887.

13) Hindle E. A cytological study of artificial parthenogenesis in *Strongylocentrotus purpuratus*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XXXI, 1910.

14) Knaffl-Lenz. Über die Beziehungen zwischen Lipoidverflüssigung und Cytolyse. Pflüger's Archiv, Bd. 123, 1908.

15) Konopacki M. Über den Einfluß hypertonischer Lösungen auf befruchtete Echinideneier. Arch. f. Zellforsch., Bd. VII, 1911.

16) Kostanecki K. Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Mactra*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64, 1904.

17) — Über abnorme Richtungskörpermitosen in befruchteten Eiern von *Cerebratulus marginatus*. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1902.

18) Loeb J. Künstliche Parthenogenese, 1906.

19) — Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. Berlin 1909.

20) — Über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorgangs. Vortr. u. Aufsätze Roux, H. II, 1908.

21) — Über das Wesen der formativen Reizung, 1909.

22) Loeb J. Können die Eier von *Fundulus* und die jungen Fische in destilliertem Wasser leben? Arch. für Entw.-Mech., Bd. 31, 1911.
23) Ostwald Wolw. Grundriß der Kolloidchemie, 1909.
24) Retzius G. Biologische Untersuchungen. Bd. XV, N. F. 1910.
25) Ružička Vl. Struktur und Plasma. Ergeb. Merkel und Bonnet's, Bd. XVI. 1907.
26) Schaxel J. Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76, 1911.
27) — Plasmastrukturen, Chondriosomen und Chromidien. Anat. Anz., Bd. 39, 1911.
28) Verworn M. Der körnige Zerfall. Pflüger's Arch., Bd. LXIII, 1896.
29) Wilson E. B. The Cell, 1906.
30) — On protoplasmic structure in the eggs of Echinodermes etc. Jour. of Morphol., 1899.
31) Loeb J. Auf welche Weise rettet die Befruchtung das Leben des Eies. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 31, 1911.
32) — Über Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei und ihre Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Pflüger's Archiv, 1902, Bd. 93.
33) — Die Dynamik der Lebenserscheinungen, 1906.
35) Godlewski E. Studien über die Entwicklungserregung. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. XXXIII, 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen wurden vom Herrn stud. Med. Z. Walczyk gezeichnet.

Fig. 1, 2, 3, 4. Cytolyse der membranbildenden Eier von *Strongylocentrotus* unter dem Einfluß von Chloroform.

Fig. 5, 6, 7. Cytolyse der membranlosen Eier von *Echinus* unter dem Einfluß von Benzol.

Fig. 8, 9, 10. Cytolyse der membranbildenden *Strongylocentrotus*-Eier unter dem Einfluß von Chloroform.

Fig. 11 u. 12. Cytoschise der *Strongylocentrotus*-Eier unter dem Einfluß von Chloroform.

Fig. 13—17. Cytoschise der *Strongylocentrotus*-Eier 7 Stunden nach der Membranbildung, hervorgerufen durch die Einwirkung der Essigsäure.

Fig. 18 u. 20. Derselbe Prozeß 11 Stunden später.

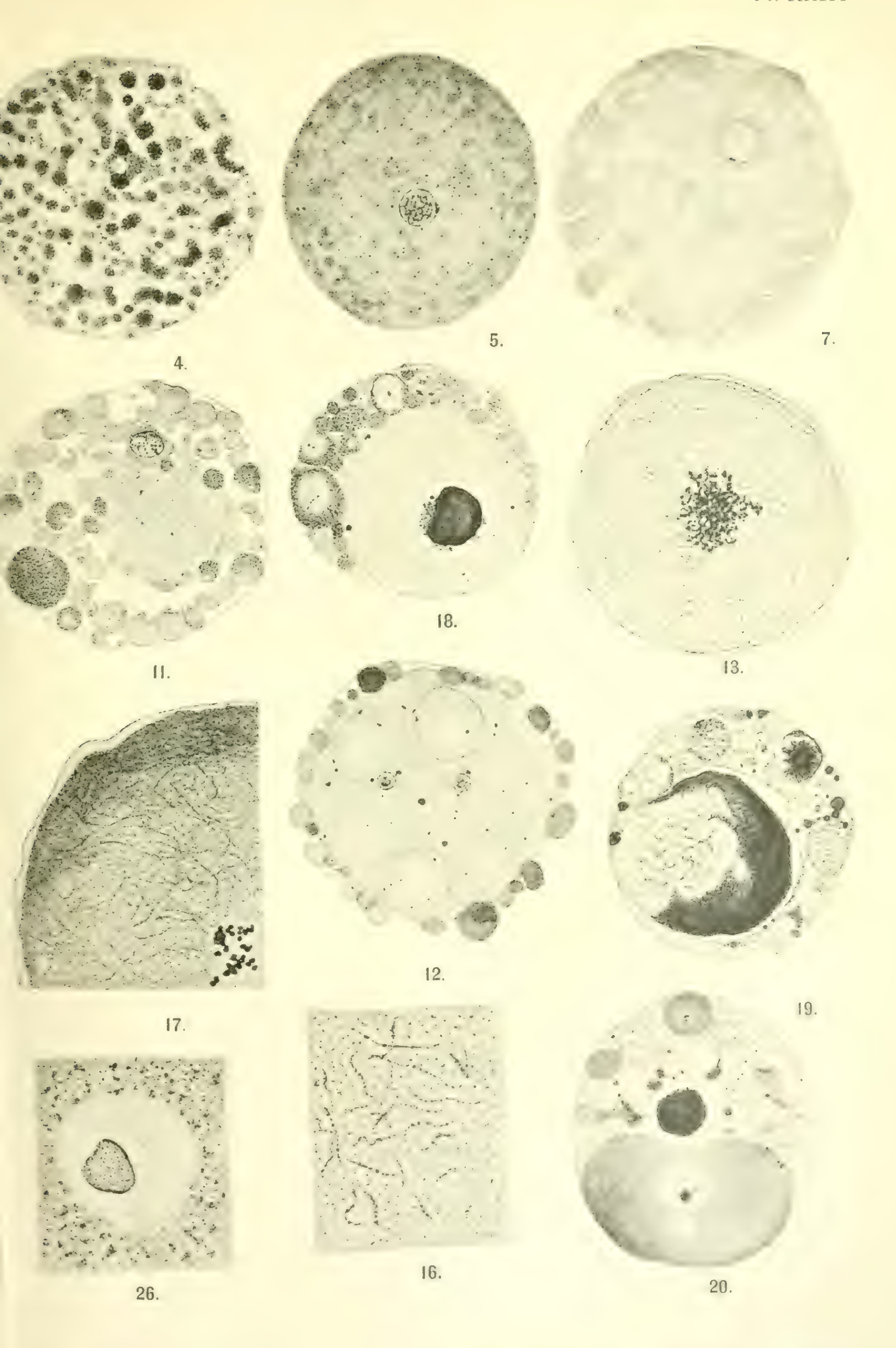
Fig. 19 u. 41. Cytolyse der *Strongylocentrotus*-Eier 27 Stunden nach der Membranbildung, hervorgerufen durch die Einwirkung der Propionsäure.

Fig. 21—25. Kernveränderungen während der Cytolyse der membranlosen *Echinus*-Eier unter dem Einfluß von Benzol.

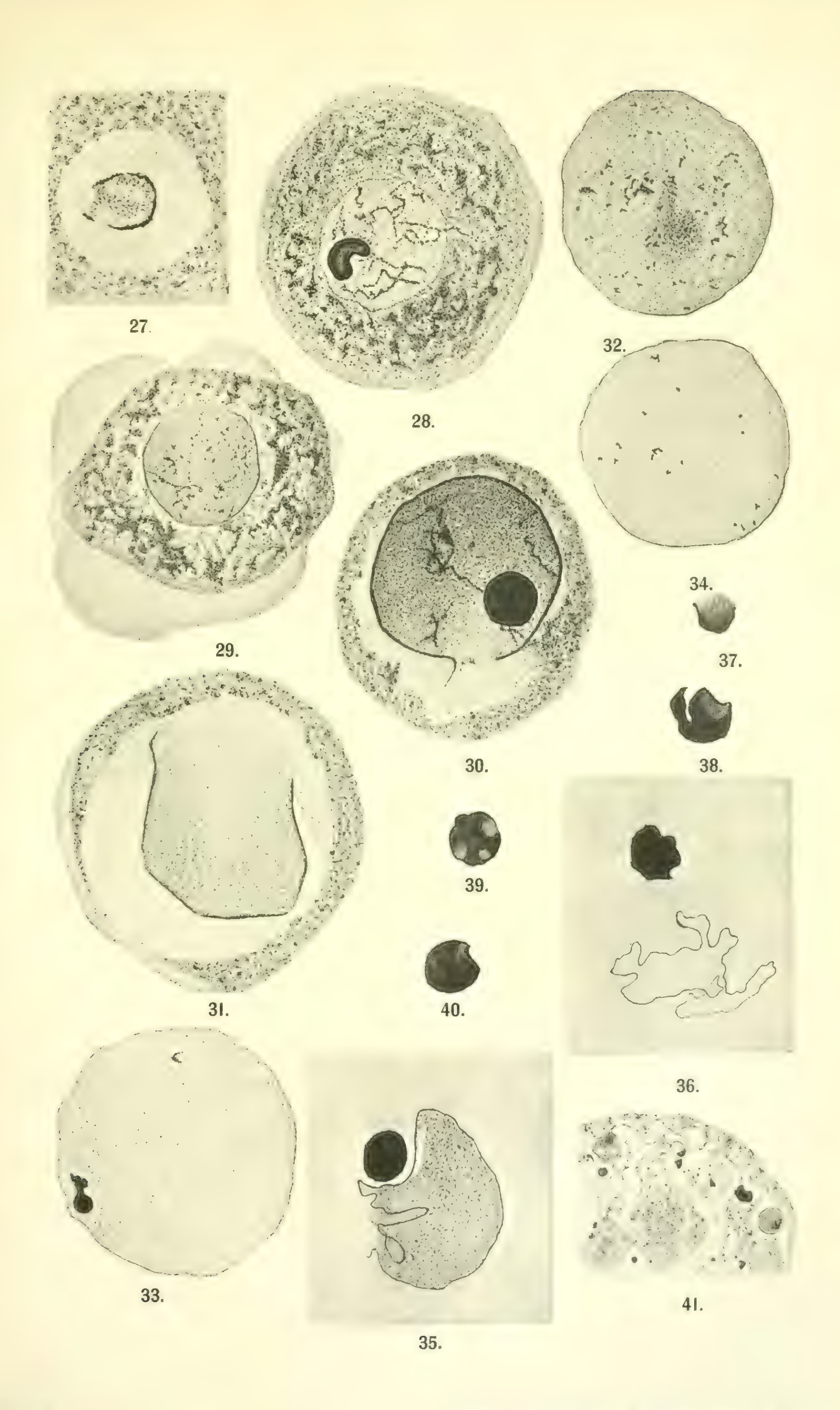
Fig. 26 u. 27. Kernveränderungen während der Cytolyse der membranbildenden *Strongylocentrotus*-Eier unter dem Einfluß von Chloroform.



M. Konopacki.



Zakład fototechniczny A. Trybalskiego w Krakowie.



M. Konopacki.

Zakład fototechniczny A. Trybalskiego w Krakowie.

Fig. 28 u. 29. Cytolyse der unreifen *Strongylocentrotus*-Eier unter dem Einfluß von Chloroform.

Fig. 30—36. Kernveränderungen in denselben Eiern.

Fig. 37—40. Nukleolenveränderungen in denselben Eiern.

Die Abbildungen wurden teilweise mit dem Abbe'schen Zeichenapparat von Zeiss in Objekttischhöhe, teilweise mit dem Zeichenokular Nr. II u. IV von Leitz und Hom. Immers. $^1/_{12}$ von Zeiss gezeichnet.

Vergrößerung bei Fig. 1—5, 7, 9—13, 18—20, 41 zirka 833-fach; bei Fig. 6, 8, 28, 29 zirka 927-fach; bei Fig. 15, 17, 30, 31, 35—40 zirka 1331-fach; bei Fig. 14, 21—25, 32—34 zirka 1645-fach; bei Fig. 16 zirka 1944-fach; bei Fig. 26 u. 27. 1560-fach.

Badania nad rozwojem tkanki podstawowej nerwu wzrokowego. — Untersuchungen über die Entwicklung der Grundsubstanz des Sehnerven.

Mémoire

de M. *T. KLECZKOWSKI*,

présenté par M. K. Kostanecki m. t. dans la séance du 6 Mai 1912.

(Planches XXV, XXVI).

Obwohl unsere ersten Kenntnisse über die Entwicklung des Sehnerven noch in Baer's Zeiten (1828) zurückreichen und trotzdem das Thema von vielen Forschern zum Gegenstand spezieller Untersuchungen gewählt wurde, kann man diese Frage noch lange nicht als erledigt betrachten.

Der Ort der Entstehung der ersten Nervenfasern, die Richtung ihres Wachstums und ihr Verhältnis zur Neuroglia des Sehnerven sind schon Gegenstand sehr zahlreicher Untersuchungen gewesen (Huschke, Schöler, Remak, His, Müller, Manz, Falchi, Keibel, Froriep, Assheton, Robinson, Held, Krückmann, Pes, Seefelder, Wlassak u. a.).

Mit der Entwicklung der Grundsubstanz, das ist der interfaszikulären Balken und der zwischen ihnen liegenden Neurogliazellen des Sehnerven, haben sich bedeutend weniger Forscher beschäftigt (Falchi, Held, Krückmannn, Seefelder). Die so geringe Zahl der in dieser Richtung erschienenen Arbeiten wie auch der Umstand, daß die bisherigen Untersuchungen meist an einem Material angestellt wurden, welches nicht eine vollkommen kontinuierliche Entwicklungsreihe umfaßte, haben mich bewogen, die Entwicklung der Grundsubstanz nochmals zu untersuchen.

Meine Untersuchungen stellte ich an Schweinsembryonen an. Die Länge der jüngsten betrug 5 mm, die der ältesten 20 cm. Der Längenunterschied der dazwischen liegenden Übergangsstufen be-

trug gewöhnlich 5 mm. Auch menschliche Embryonen wurden, besonders aus der späteren Zeit der Schwangerschaft in Betracht gezogen (Embryonen im 4., 5., und 7. Monat).

Das Material fixierte ich in gesättigter Sublimatlösung mit Zusatz von Essigsäure. Nach Durchführung durch Alkohol wurde es in Paraffin eingebettet und in eine ununterbrochene Serie von 5—10 μ dicken Schnitten zerlegt. Die Färbung erfolgte mit Heidenhain's Eisenalaunhämatoxylin und nach Benda's Methode zur Färbung der Neuroglia.

Im jüngsten, mir zur Verfügung stehenden Entwicklungsstadium eines Schweineembryos von 5 mm Länge hat der Sehnerv die Gestalt eines Stiels, der die Augenblase mit der späteren dritten Gehirnkammer verbindet. Das Lumen des Stiels ist halbmondförmig und von zwei Wänden begrenzt, von welchen die dorsale konvex, die ventrale aber konkav ist. Die Wände des Nerven bestehen aus Epithelzellen, die zugleich die ursprüngliche Neuroglia bilden. Oft ließen sich in denselben karyokinetische Zellteilungsbilder wahrnehmen. In manchen Zellen konnte ich rings um den völlig normalen Kern zahlreiche kugelförmige, große Körner wahrnehmen, die sich mit Kernfarbstoffen färbten (Fig. 1). Solche Zellen entsprachen, was ihre Struktur anbelangt, den von Seefelder in der embryonalen Netzhaut beschriebenen und den von Rabl an den Rändern der Einstülpungsöffnung des Linsenbläschens wahrgenommenen Zellen. Nach Seefelder's Meinung beteiligen sich diese Zellen an der Entwicklung des Glaskörpers („ektodermale Glaskörperzellen" Seefelder's). Es ist natürlich, daß sie im *Nervus opticus* keinen Glaskörper bilden können, wie dies für die in der Retina gefundenen von Seefelder angenommen wird. Wir müssen sie hier als Elemente betrachten, welche in gleicher Weise umgestaltet wurden, aber keiner weiteren Funktion fähig sind und deshalb bald vergehen. — Die Tatsache, daß ich dieselben im Bereiche des Sehnerven angetroffen habe, wird leicht verständlich, da ja die Zellen des primären Sehnerven und die der Retina gleichen Ursprung haben.

In dem dem Lumen des Sehnerven zugewandten Teile der Epithelzellen bemerkte ich zwei Basalkörperchen. Über die Anwesenheit solcher Körperchen in den ursprünglichen Neurogliazellen des Sehnerven habe ich in der Literatur bis jetzt keine Andeutung gefunden. Ihr Vorkommen ist jedoch nicht auffallend, da man

solche Basalkörperchen immer in den Ependymzellen des Gehirns antreffen kann.

Die äußere Sehnervenschicht bilden in den frühesten Entwicklungsstadien die protoplasmatischen Körper der nebeneinander stehenden Epithelzellen; ihre Kerne befinden sich in dem mittleren Teil der Wände des Sehnerven. Das Bild der äußeren Sehnervenschicht, die bis dahin von protoplasmatischen Teilen der nebeneinander liegenden Zellen gebildet war, ändert sich durch die Entwicklung des s. g. Randschleiers.

Gelegentlich der Untersuchungen über die Entwicklung des Rückenmarks hat His die Meinung ausgesprochen, daß dieser „Randschleier" des Nervensystems, den zahlreiche Interzellularräume charakterisieren, zuerst entsteht und daß erst nach seiner Entwicklung die Nervenfasern in denselben hineinwachsen.

Im Gegensatz zu His führt Hensen die Entstehung des Randschleiers auf das vorangehende Durchwachsen der Nervenfasern zurück.

In bezug auf den Sehnerv schlossen sich der His'schen Ansicht Robinson, Studnička und Harrison, der Hensen'schen dagegen Held, Krückmann, Wlassak und Seefelder an.

Auf Grund meiner Untersuchungen überzeugte ich mich, daß der Randschleier sich rascher auf der konkaven ventralen Seite des Sehnerven entwickelt als an der gewölbten dorsalen. Seine Entwicklung ist von dem Durchwachsen der Nervenfasern gänzlich unabhängig, denn ich beobachtete die Entstehung desselben noch vor Erscheinen der ersten Nervenfasern im Sehnerven. Für diese Unabhängigkeit spricht auch die Tatsache, daß der Randschleier breiter wird, je näher wir beim Besichtigen der Schnittserie gegen das Gehirn vorrücken. Bei der allgemein angenommenen Tatsache, daß die Mehrzahl der Nervenfasern zentripetal verläuft, dürfte man im Sinne der Abhängigkeit der Randschleierentwicklung von dem Durchwachsen der Fasern etwas ganz Entgegengesetztes erwarten.

Die für den Randschleier charakteristischen interzellularen Räume entstehen nach unseren Beobachtungen zum Teil aus den anfänglich intrazellulären vakuolenähnlichen Lücken. Diese stellen sich zunächst in den Präparaten als Partien ungefärbten Protoplasmas dar (Fig. 2, *a*). Indem diese Lücken größer werden und die Oberfläche der Zellen erreichen, verändert die Epithelzelle des

Sehnerven ihre ursprüngliche zylindrische Gestalt und nimmt die für den Randschleier so charakteristische Form der mit protoplasmatischen Ausläufern versehenen Zelle an.

In den frühesten Entwicklungsstadien des Sehnerven wird seine Oberflächenschicht durch den protoplasmatischen Teil der nahe aneinander liegenden Epithelzellen der Sehnervenwand gebildet. Die Protoplasmaschicht dieser Zellen, welche die Oberfläche des Sehnerven bildet und dem den Sehnerven umgebenden Mesoderm dicht anliegt, ist durchaus nicht speziell differenziert, sie vereinigt sich auch nicht zu einer ununterbrochenen Zellhaut (*cuticula, membrana limitans superfic.*), welche die Oberfläche aller nebeneinander liegenden Zellen bedecken würde, wie das vielerseits angenommen wird (Fig. 3).

H e l d, K r ü c k m a n n und S e e f e l d e r nehmen an der Außenfläche des Nerven eine ununterbrochene Grenzmembran an, welche den ursprünglich ektodermalen Sehnerven scharf von dem ihn umgebenden Mesoderm scheidet. Meine Beobachtungen überzeugten mich nicht nur vom Fehlen einer solchen kontinuierlichen Grenzmembran des ektodermalen Nerven im Sinne der bisherigen Forscher, sondern ich konnte auch in diesen frühesten Stadien auf Grund zahlreicher Beobachtungen feststellen, daß die Mesodermalzellen, die der Oberfläche des Nerven dicht anlagen, vermittels protoplasmatischer Ausläufer mit den ektodermalen Elementen des Nerven im Zusammenhang standen (Fig. 3). Die ursprünglich rein epitheliale Struktur des Sehnerven unterliegt einer raschen Veränderung, und zwar von dem Augenblick an, wo das Lumen des Augenblasenstiels schwindet, indem immer neue Nervenfasern in den Sehnerv einwachsen und indem eine reichliche Vermehrung der ursprünglichen Gliazellen erfolgt.

Besondere Beachtung verdient das Entwicklungsstadium des Sehnerven, kurz nachdem sein Lumen verschwunden ist. In diesem Stadium (Embryo 1·5 cm) finden wir an Stelle des früheren zentralen Kanals eine Ansammlung von Gliazellkernen. Außer dieser zentralen Anordnung ist für dieses Stadium die Anwesenheit einzelner Zellkerne am äußersten Umfange des Nerven typisch. Die an der Peripherie liegenden Zellen senden gewöhnlich einen langen protoplasmatischen Ausläufer aus, der nach der Mitte des Nerven zu verläuft. Diese Ausläufer der Zellen mitsamt ihren Kernen bieten das Bild eines strahlenförmigen (radiären) Neuro-

gliasystems. Was die Herkunft der an der Peripherie des Sehnerven gelegenen Gliazellen betrifft, so ist diese meiner Ansicht nach auf Zellen zurückzuführen, welche vom Zentrum des Sehnerven nach der Peripherie desselben verschoben wurden. Da die äußeren Konturen des Protoplasmas der Zellen nicht deutlich sind, so habe ich aus der Änderung der Gestalt und Lage ihrer Kerne auf die Gestaltsänderung der in Verschiebung begriffenen Zellen geschlossen. Als erstes Anzeichen der Gestaltsänderung eines im Vorrükken begriffenen Kernes kann die Bildung eines kurzen, keulenförmigen, gegen die Oberfläche des Sehnerven gerichteten Chromatinausläufers gelten. Dieser Chromatinausläufer färbt sich nach Heidenhain's Methode gleichmäßig (homogen) schwarz, während der Hauptteil des Kernes ein deutliches Chromatingerüst aufweist (Fig. 4). Der Ausläufer verlängert sich hierauf. Ein Teil des Chromatins sammelt sich an dem äußersten Ende des Ausläufers an, der zu dieser Zeit eine bedeutende Verdickung aufweist. Indem dieser Prozeß weiter fortschreitet, bietet endlich ein solcher Kern das Bild eines in der Mitte eingeschnürten Kernes (Fig. 5). Wenn der gleichmäßig schwarz gefärbte Chromatinausläufer die Oberfläche des Nerven erreicht hat, wandert in diesen peripherischen Ausläufer das Chromatin und der Kernsaft in immer größerer Masse und ordnet sich hier zu einem typischen Kerngerüst an, so daß die Kerngestalt in diesem Stadium seiner Verschiebung gänzlich an die Gestalt des ersten Stadiums der Verschiebung erinnert (Fig. 6). Der Unterschied besteht nur darin, daß der gleichmäßig schwarz gefärbte Kernausläufer in diesem Stadium nach der Mitte des Nerven, im ersten dagegen nach seiner Oberfläche gerichtet ist.

Die Behauptung, daß sich die Verschiebung des Zellkernes von der Mitte aus nach der Oberfläche hin vollzieht, gründet sich auf die Tatsache, daß die Kerne in den früheren Stadien der Entwicklung an der Peripherie spärlich sind, nachher aber immer zahlreicher werden. — Eine weitere, wenn auch nicht allzu häufig auftretende Folge des Prozesses der Verschiebung der Neurogliazellen sind die von mir beobachteten Bilder, die auf eine Entartung einzelner Zellen schließen lassen. Die Verschiebung der Zellen muß außer den Gestaltsveränderungen ihrer Kerne auch eine Veränderung der Lage des ganzen protoplasmatischen Inhalts der Zellen zur Folge haben. Es kann wohl vorkommen, daß während einer manchmal bedeutenden Zelleinschnürung ein Teil des Protoplasmas samt einem Kernstückchen

sich losreißt. Solche abgetrennte Zellstücke scheinen der Degeneration anheimzufallen; ich sah nämlich in ihrem Protoplasma zahlreiche, dunkel gefärbte Körnchen von verschiedener Größe auftreten. Diese Körnchen könnte man auf den ersten Blick mit den in den jüngsten epithelialen, von mir beschriebenen Neurogliazellen (Fig. 1) als identisch betrachten, jedoch muß ich hervorheben, daß man einen wichtigen Unterschied in der Struktur der jüngsten Neurogliazellen im Vergleich mit den in diesem Stadium (Embr. 1·5 cm) den Sehnerven bildenden Zellen wahrnehmen kann. Während nämlich in jenen Zellen die Struktur ihrer Kerne ganz normal ist, besitzen diese einen unregelmäßigen, klumpigen Kern.

Die strahlenförmige Anordnung der Neurogliazellen, welche wir beim 1·5 cm langen Schweinsembryo beschrieben haben, ist nicht von langem Bestand. Es tritt ein kurz dauerndes Entwicklungsstadium ein (Embryonen 2 und 2·5 cm), in welchen keine besondere, regelmäßige Anordnung der Neurogliazellen zu finden ist. Darauf beginnen sich die Neurogliazellen in der Weise anzuordnen, daß sie mehr oder minder regelmäßige, runde Felder einschließen. Wie bekannt, werden in älteren Entwicklungsstadien des Sehnerven die Sehnervenfasern durch s. g. interfaszikuläre Balken zu Bündeln vereinigt und zwischen einzelnen Bündeln der Nervenfasern liegen die Neurogliazellen, welche samt ihren Fasern das typische Neurogliagerüst zwischen den interfaszikulären Balken bilden. Nach der Annahme Krückmann's, Seefelder's u. a. ist die Bildung der interfaszikulären Balken immer abhängig von dem früheren Hineinwachsen der Blutgefäße und des dieselben umgebenden Mesoderms. Nach meinen Beobachtungen sind die interfaszikulären Neurogliabalken ursprünglich ektodermalen Ursprungs, erst viel später beteiligt sich an ihrem Ausbau auch das Mesoderm. — Auf Grund der bisherigen Ansichten (Held, Krückmann, Seefelder) ist die Neuroglia durch die ganze Zeit der Entwicklung und auch nachher nur ektodermaler Herkunft und als solche durch Grenzmembranen (*membranae limitantes*) von den in den Nerv hineinwachsenden Bindegewebsbalken, wie auch von den Gefäßen genau abgegrenzt. Das Mesoderm dringt auch nach der Ansicht jener Verfasser nie ohne Gefäße in den Sehnerven hinein.

Auf Grund meiner Untersuchungen gelangte ich zu der Überzeugung, daß die Neuroglia des Sehnerven nur bis zu einer gewissen Entwicklungszeit rein ektodermalen Ursprungs ist, daß aber

später auch das Mesoderm an ihrem Bau regen Anteil nimmt. Ich habe nämlich oft Bilder beobachtet, welche das Hineinwachsen einzelner Zellen des Mesoderms in den Nervenbereich und ihre Umwandlung in typische Neurogliazellen beweisen.

Die mesodermalen Zellen, die den Sehnerven mit dichtem Filz umgeben, haben die Gestalt flacher, mit Ausläufern versehener Zellen. Der Kern dieser Zellen ist besonders abgeflacht und bis zu diesem Stadium kleiner als die Kerne der ektodermalen Gliazellen des Nerven. Den von mir beobachteten Fällen des Hineinwachsens der mesodermalen Zellen in den Nerv bei 5 cm langen Embryonen ging eine Gestaltsveränderung der Kerne der den Nerv von außen umgebenden Zellen voraus. Die Kerne der Mesodermalzellen verloren ihre abgeplattete Form und nahmen eine mehr rundliche Gestalt an. Erst nach einer solchen Umwandlung beginnen die mesodermalen Zellen in den Bereich des Sehnerven hineinzuwachsen. Ich mußte derartige Zellen als in den Sehnerv eindringend betrachten, die mit einem Teile ihres Körpers und dem Kerne noch im Bereich der Sehnervenscheide, mit dem anderen dagegen schon im Nerven lagen (Fig. 8). So konnte ich alle Stufen dieses Hineinwachsens der Zellen verfolgen (Fig. 9, 10, 11); ich überzeugte mich, daß diese Zellen während des ganzen Prozesses mit Ausläufern versehen waren, durch welche sie einerseits mit den Lamellen des Bindegewebes der Nervenscheide, anderseits wieder mit den Ausläufern der Neurogliazellen im Innern des Nerven in enger Verbindung standen.

Hatai, der das Eindringen der Bindegewebszellen aus der Gefäßwand in die Substanz des Nervensystems beobachtete, bezeichnet die Größe ihrer Kerne als einen der wichtigen Unterschiede zwischen den Gliazellen von mesodermalem und solchen von ektodermalem Ursprung.

Bei meinen Untersuchungen maß ich die Größe der mesodermalen und der ektodermalen Zellkerne und überzeugte mich, daß auf den Entwicklungsstufen bis zu der Zeit, wo die mesodermalen Zellen in den Nerven hineinwachsen, die Kerne der mesodermalen Zellen bedeutend kleiner waren als die Kerne im Bereiche des Sehnerven. Von der Zeit an, wo die mesodermalen Zellen in den Nerv hineingedrungen sind, finden wir jedoch keinen Unterschied zwischen den Kernen der peripherischen Gliazellen und denen des Mesoderms, welches den Nerv umgibt. Dagegen waren die Gliazel-

lenkerne der zentralen Partien des Nerven noch immer verhältnismäßig größer. In diesem Entwicklungstadium treten die interfaszikulären Balken schon ganz deutlich hervor. Die von ihnen eingeschlossenen Felder sind in den mittleren Teilen des Nerven mehr oder weniger rund, an dem Umfange dagegen länglich, weshalb die Reihen der Zellen, welche hier die interfaszikulären Balken bilden, strahlenförmig nach der Mitte des Nerven verlaufen.

Alle diese Beobachtungen berechtigen uns, meiner Meinung nach, den allgemeinen Schluß zu ziehen, daß die Neuroglia des Sehnerven nur bis zu einer gewissen Entwicklungsstufe rein ektodermaler Herkunft ist, später dagegen ein Syncytium bildet, das gleichzeitig ektodermalen wie auch mesodermalen Ursprungs ist.

Der Anteil des Mesoderms an der Sehnervenneuroglia steht im Einklang mit meinen Beobachtungen, welche die Häufigkeit der karyokinetischen Zellteilung im Sehnerven betreffen. Während man in den ersten Entwicklungsstadien des Nerven oft karyokinetische Bilder antreffen kann, werden sie auf den weiteren Entwicklungsstufen bedeutend seltener. Bei einem fortwährenden Wachsen des Sehnerven sowohl an Länge als auch an Umfang und bei der fortwährenden Vermehrung der Neurogliazellen müßte die Seltenheit der Karyokinese innerhalb des Sehnerven auffallend erscheinen. Diese Tatsache wird aber ganz verständlich durch den Nachweis der Entstehung der Neurogliazellen aus dem Mesoderm.

Von der Richtigkeit unserer Behauptung, daß von der Zeit an, wo das Mesoderm in den Sehnerv hineingewachsen ist, die Neuroglia ein Syncytium gleichzeitig ektodermalen wie auch mesodermalen Ursprungs bildet, überzeugte ich mich auch bei der Untersuchung des Sehnerven menschlicher Embryonen. Bei einem viermonatlichen Embryo sind die interfaszikulären Balken schon sehr gut ausgebildet.

Trotz eingehender Berücksichtigung der s. g. Grenzmembranen, welche nach K r ü c k m a n n und allen anderen Forschern die Balken von den zwischen ihnen liegenden Neurogliazellen abgrenzen sollen, konnte ich solche Grenzmembranen nicht feststellen. Im Gegenteil konstatierte ich nicht selten Neurogliafasern, deren Zellen inmitten der Nervenfasernbündel lagen, die aber in dem Bereich der interfaszikulären Balken verliefen.

Ebenso wie auf der Oberfläche des Sehnerven, so sollen auch

längs der Gefäße die Neurogliafasern kontinuierliche Grenzmembranen bilden (Held, Krückmann, Seefelder).

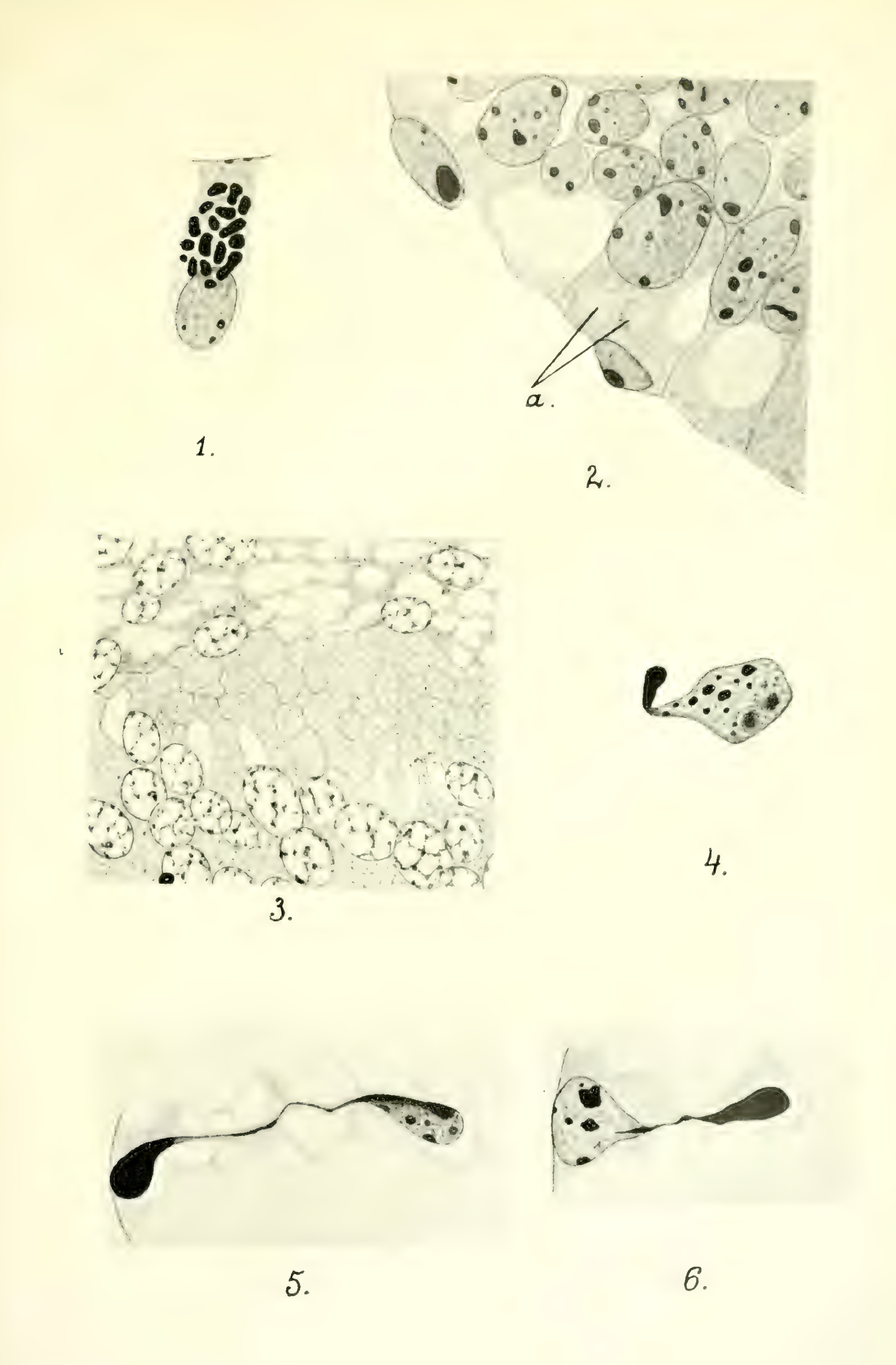
Auf Grund meiner Untersuchungen muß ich feststellen, daß die Blutgefäße im Gegensatz zu dieser Ansicht in allen Stadien ihres Hineinwachsens keine s. g. Grenzmembranen besitzen.

Die Entstehung der ersten Gefäße bemerkte ich im Sehnerven eines 5 cm langen Schweinsembryos. Die Gefäße sind nicht nur gegen die sie umgebende Neuroglia durch Grenzmembranen nicht abgegrenzt, sondern stehen im Gegenteil mit derselben sogar in enger Verbindung. Wir sehen einerseits Neurogliazellen, die den Gefäßen auf längerer Strecke direkt anliegen, anderseits mit langen Ausläufern versehene Zellen, welche direkt an den Gefäßen endigen. Den engen Zusammenhang der Neuroglia mit den Gefäßen des Sehnerven habe ich im ganzen Verlauf ihrer Entwicklung beobachtet, und zwar von ihren frühesten Anfängen an.

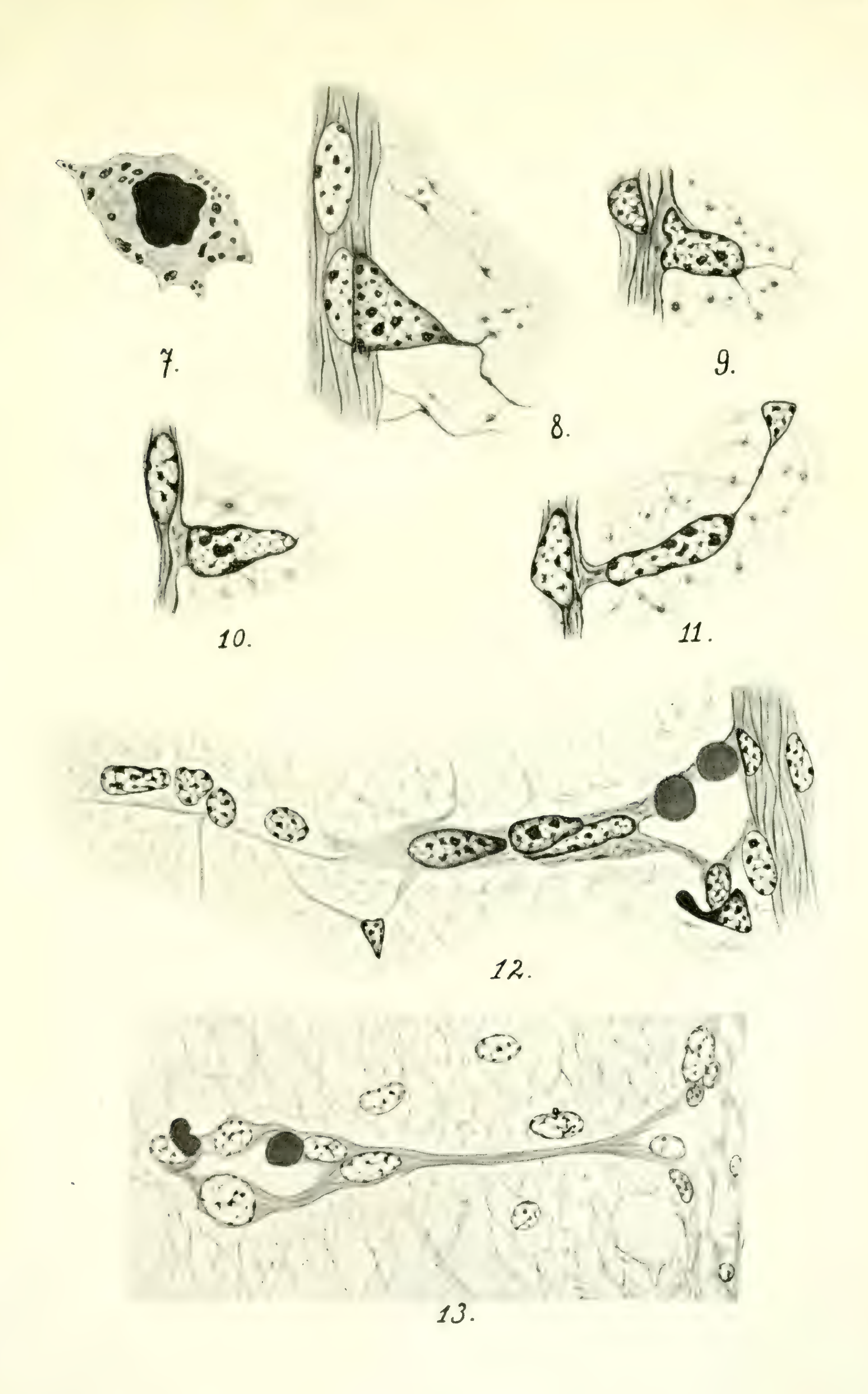
Bei der Untersuchung junger, in den Sehnerv hineinwachsender Gefäße können wir das Lumen des Gefäßes und die Kerne der Endothelzellen in ihrem ganzen Verlaufe beobachten. Auf den ersten Blick erscheint ein solches Gefäß als ein sich allmählich verjüngender dicker Stiel, der von der Oberfläche des Sehnerven nach dessen Mitte zu verläuft (Fig. 12).

Beim weiteren Wachstum der Gefäße im Bereich des Sehnerven konnte ich oft am Ende des Gefäßes Zellen wahrnehmen, die mit einem langen protoplasmatischen Ausläufer versehen waren. Diese Zellen dürften den von andersher schon bekannten s. g. *cellules vasoformatives* entsprechen. Nicht selten konnte ich auch eine Reihenanordnung der Neurogliazellen bemerken, und zwar im Zusammenhang mit der Endzelle des Gefäßes. Es schien, als ob sie den Weg andeuteten, auf dem später das Gefäß wachsen sollte. Diese innige Verbindung zwischen diesen Zellen und dem wachsenden Gefäß legt den Gedanken nahe, daß auch die Neurogliazellen an dem weiteren Ausbau der Gefäße teilnehmen.

Außer dem typischen, früher beschriebenen Wachstum des Gefäßes bemerkte ich, wenn auch seltener, atypische Formen. Diese waren dadurch charakterisiert, daß das Gefäß auf einer gewissen Entwicklungsstufe als schmaler, kernloser Stiel von faserigem Bau erschien, der an seinem Ende in eine blasenförmige Erweiterung überging (Fig. 13). Die Bläschenwände bestanden aus zahlreichen Endothelzellen. In den anfangs kernlosen Stiel schieben sich nach-



T. Kleczkowski.



T. Kleczkowski.

her Kerne ein, und aus der blasenförmigen Erweiterung entwikkeln sich wahrscheinlich weitere Verzweigungen des Gefäßes.

Durch das Hineinwachsen der Gefäße in den Nerven gewinnt der Sehnerv immer mehr ein Aussehen, das sich demjenigen nähert, welches der schon völlig ausgebildete Sehnerv besitzt. Die früher seltenen Bilder der Karyokinese werden infolge des Hineinwachsens der Gefäße immer häufiger und führen rasch zu einer bedeutenden Verdickung der interfaszikulären Balken.

Aus der Neurologischen Abteilung des Anatomischen Instituts der Jagellonischen Universität in Krakau.

Polacy Królestwa Polskiego w świetle dotychczasowych badań. — Les Polonais du Royaume de Pologne d'après les données anthropologiques recueillies jusqu'à présent.

Mémoire

de M. *J. TALKO-HRYNCEWICZ* m. c.,

présenté dans la séance du 3 Juin 1912.

Le type physique des Polonais est peu connu jusqu'à présent, et son étude n'est que commencée. Les premières investigations sur une plus grande échelle, concernant la population de la Galicie furent exécutées par la Commission d'Anthropologie de l'Académie des Sciences de Cracovie; elles ont été publiées en 1876 par J. Majer et J. Kopernicki. Depuis ce temps, beaucoup d'années se sont écoulées, et il s'est trouvé peu de continuateurs de cette oeuvre pour d'autres parties de l'ancienne Pologne. Dans la partie appartenant actuellement à la Prusse, ce champ est tout à fait en friche. Quant au Royaume de Pologne qui constitue, comme on le sait, le plus vaste territoire ethnographique de la Pologne avec une population très bigarrée, grâce à l'influence des peuples orientaux, jusqu'à présent il n'a été étudié à cet égard que dans quelques régions, d'une manière d'ailleurs discontinue et très inégale en ce qui concerne le nombre d'observations et les mesures, et sans qu'un même système de mensurations fût employé. Il serait extrêmement désirable que des recherches anthropologiques en masse fussent entreprises sur la population polonaise du Royaume de Pologne dans sa totalité, d'après une même instruction, et sans s'astreindre à l'observation des limites des divisions administratives qui varient sans cesse. Ces recherches futures devraient s'en tenir aux limites ethnographiques et même souvent aussi aux limites physiographiques, car parfois elles vont de pair. Il serait désirable que des recherches de ce genre fussent exécutées par les soins du Gouvernement

ou tout au moins d'institutions scientifiques disposant de fonds nécessaires. Cependant, dans un pays bien organisé tel que l'Allemagne, malgré les voeux exprimés à l'occasion des Congrès Anthropologiques, on n'a pas réussi jusqu'à présent à réaliser un projet analogue; quelles ne seraient donc pas les difficultés que l'on aurait à surmonter dans notre situation. L'initiative des hommes de bonne volonté, la dépense de leurs ressources et de leur temps, plusieurs années d'un travail ardu de leur part, voici ce qui est nécessaire pour obtenir un tableau complet de la population polonaise du Royaume de Pologne qui atteint le nombre de 9 millions. Les différents groupes de cette population doivent être étudiés sur un nombre considérable d'individus. Des années passeront sans que tout cela se réalise. Reconnaissant le besoin pressant d'un tableau synthétique, quand bien même provisoire, de cette population, j'ai réuni tous les matériaux connus jusqu'à présent. Faute d'un autre moyen, j'ai eu recours à la division administrative en gouvernements, et je compare les Polonais du Royaume de Pologne à d'autres peuples de même souche: Ruthènes de la Galicie, Ukraïniens, Podoliens, Blancs-Russiens, Letto-Lithuaniens et Grands-Russes. Comme matériaux pour ce travail je me suis servi des études et des observations de MM. Bochenek, Dzierzyński, Elkind, Olechnowicz, Rutkowski, Talko-Hryncewicz et d'autres savants, qui concernent 2102 individus (H. 1198, F. 904). Tous ces individus n'ont pas subi le même nombre de mesures. L'âge des individus observés était pour la plupart de 30 à 50 ans.

Les caractères physiques des Polonais du Royaume de Pologne sont les suivants:

La taille moyenne des hommes, dans les 9 gouvernements du Royaume de Pologne (à l'exception du gouvernement de Suwałki qui n'a pas été étudié à cet égard), est de 1647 mm, et celle des femmes 1539 mm. Suivant les gouvernements, la taille moyenne des hommes est la plus grande dans ceux de Płock, de Kielce, de Kalisz et de Siedlce (1678—1650 mm) et la plus petite dans ceux de Radom et de Łomża (1620—1618 mm). Dans les groupes isolés, c'est la taille moyenne qui prédomine, dans le rapport de 57·5 pour 100 pour les hommes et de 57·9 pour 100 pour les femmes. La taille moyenne des Polonais est plus haute de quelques centimètres en comparaison de celle donnée par les commissions de recrute-

ment; car on sait bien que la taille augmente jusqu'à 30 ans. Les rapports de la longueur du tronc et des membres inférieurs à la taille pour les hommes ne diffèrent pas des rapports analogues pour les femmes.

La grande envergure chez les Polonais (hommes) est de 1750·9 mm; elle dépasse donc la taille de 104·9 mm, c'est-à-dire qu'elle est de 106·37 pour 100 de taille; pour les femmes, la grande envergure est de 1608·3 mm et dépasse la taille de 72 mm; elle est donc de 104·7 pour 100 de taille. La circonférence de la poitrine chez les hommes est 897·5 mm, et son rapport à la taille = 100 est de 54·59, ce qui démontre un bon développement du thorax.

Le type clair est celui qui prédomine; il apparaît chez les $^2/_3$ d'hommes (62·3 pour 100) et de femmes (60·9 pour 100). Chez les hommes, les yeux bleus s'associent le plus souvent aux cheveux clairs (34·7 pour 100), plus rarement aux cheveux foncés (16·1 p. 100), les yeux gris s'associent aux cheveux clairs (11·1 p. 100) et les yeux marron aux cheveux foncés (13·1 p. 100); chez les femmes, on observe surtout l'association des yeux bleus aux cheveux clairs (36·4 p. 100) et plus rarement aux cheveux foncés (14·3 p. 100) ou des yeux gris aux cheveux clairs (15·7 p. 100), ou bien celle des yeux marron aux cheveux foncés (15·9 p. 100).

La longueur du crâne est chez les hommes en moyenne de 187·54 mm et oscille de 162 mm à 212 mm; la largeur du crâne est de 151·3 mm, oscillant de 131 mm à 171 mm; l'indice céphalique est donc en moyenne = 81·61, avec un minimum de 68 et un maximum de 95. L'indice céphalique moyen le plus grand se rencontre dans le gouvernement de Radom (83·03), et le plus petit dans les gouvernements de Kielce, de Varsovie, de Piotrków et de Kalisz (de 79·37 à 80·99). Dans les groupes craniologiques isolés, dans les $^2/_3$ des cas, apparaît le type brachycéphale (64 p. 100); le type mésaticéphale est plus rare (21·9 p. 100) et le type dolichocéphale l'est encore davantage (14 p. 100). C'est dans le gouvernement de Radom que le type brachycéphale est le plus nombreux (82 p. 100); dans celui de Kielce il est en minorité (28·6 p. 100) où, à côté du type mésaticéphale (28·7 p. 100), apparaît surtout le type dolichocéphale (42·6 p. 100).

La largeur du front minimum est en moyenne = 109·6 mm et oscille entre 91 mm et 124 mm; son rapport à la largeur du crâne est de 71·45 en moyenne, avec un minimum de 61·35 et un ma-

ximum = 82·14. La largeur de l'occiput est en moyenne de 136·5 mm, et son rapport à la largeur du crâne est = 90·02. Le rapport de la largeur du front minimum à celle de l'occiput est = 80·31.

Chez les femmes, la longueur du crâne atteint en moyenne 180·26 mm et oscille de 161 mm à 203 mm; la largeur du crâne est de 147·7 mm en moyenne et oscille de 133 mm à 165 mm. L'indice céphalique approche de celui des hommes, étant de 81·38 en moyenne, avec les extrêmes 73 et 93. L'indice céphalique moyen est le plus grand dans le gouvernement de Lublin (= 83·38) et le plus petit dans celui de Płock (= 80·17). Dans les groupes craniologiques isolés, le type brachycéphale apparaît chez les femmes d'une manière un peu plus constante que chez les hommes (69·4 p. 100), tandis que le type mésaticéphale est plus rare (19·9 p. 100) et le type dolichocéphale encore davantage (10·7 p. 100). Le diamètre frontal minimum est en moyenne = 107·06 mm et oscille de 93 mm à 119 mm; son rapport à la largeur du crâne est = 72 54 et oscille entre 62·41 et 81. La largeur de l'occiput est en moyenne de 127 mm, et son rapport à la largeur du crâne est = 86·13. Le rapport de la largeur du front minimum à celle de l'occiput est de 84·30.

Bien que, à mon avis, toutes les divisions craniométriques n'aient qu'une valeur relative puisqu'elles ne peuvent présenter aucune précision, je donne cependant ci-dessous la division craniologique d'après le système de Broca pour délimiter les types, en mettant à côté des hommes et des femmes des groupes de même souche, le tout calculé par rapport à 100.

(Voir la Table à la p. 578).

La circonférence horizontale du crâne est chez les Polonais en moyenne = 553 mm; elle oscille de 505 mm à 595 mm. Chez les femmes, elle est de 540 mm en moyenne, avec des extrêmes 498 mm et 590 mm. Cette circonférence, calculée par rapport à la taille = 100, est chez les hommes = 33·79 et chez les femmes = 35·30.

La longueur moyenne de la face chez les hommes est de 121·6 mm, avec des oscillations de 100 mm à 145 mm, tandis que sa largeur est de 137·9 mm en moyenne et oscille de 105 mm à 156 mm. L'indice facial est en moyenne = 87·11 avec des oscillations de 68 à 109. Les indices qu'on rencontre le plus souvent sont de 84 à 89 et de 90 à 94; c'est-à-dire que les leptoprosopes sont les plus nombreux. Quant à l'indice cranio-facial (c'est-à-dire

HOMMES.

Type craniologique	Polonais du Royaume de Pologne	Polonais de la Galicie	Ukraïniens	Podoliens	Ruthènes de la Galicie	Montagnards ruthéniens	Blancs-Russiens	Letto-Lithuaniens	Grands-Russes
Dolichocéphales .	14·0	5·0	3·7	4·4	8·2	8·5	8·7	8·7	5·8
Mésaticéphales .	21·9	11·4	19·4	20·3	15·8	17·0	23·8	25·2	21·7
Brachycéphales .	64·0	83·4	76·8	75·3	75·9	74·5	67·7	65·9	72·5

FEMMES.

Type craniologique	Polonaises du Royaume de Pologne	Polonaises de la Galicie	Ukraïniennes	Ruthéniennes de la Galicie	Blancs-Russiennes	Letto-Lithuaniennes
Dolichocéphales .	10·7	10·5	2·5	12·8	7·8	19·6
Mésaticéphales .	19·9	16·8	16·9	24·7	28·4	30·8
Brachycéphales .	69·4	72·6	80·5	62·2	63·8	49·6

le rapport de la largeur maxima de la face à la longueur du crâne), il est = 74·37 et oscille de 58 à 88.

Chez les femmes, la longueur moyenne de la face atteint 106·2 mm avec un minimum de 90 mm et un maximum de 136 mm, et sa largeur moyenne est de 132·4 mm avec des oscillations de 107 mm à 150 mm. L'indice facial est = 80·25 en moyenne et oscille entre les limites de 67 à 100. On voit le plus fréquemment les indices faciaux de 76 à 85. Les femmes ont donc les faces un peu plus courtes et plus larges que les hommes. Les courbes des indices céphaliques des hommes et des femmes démontrent que les lignes des deux sexes ont une même allure, tandis que les courbes des indices faciaux sont différentes chez les deux sexes; chez les hommes les lignes présentent des courbures plus douces; chez les femmes elles descendent ou montent d'une manière abrupte, ce qui prouve que chez les hommes l'aspect de la face est plus uniforme, tandis que les femmes présentent plus de diversité dans la structure de leurs faces. L'indice cranio-facial chez les femmes est un

peu plus petit que chez les hommes, étant = 72·73; il oscille de 56 à 82.

La longueur du nez est chez les hommes de 50·9 mm en moyenne et sa largeur de 34 mm, avec un indice nasal de 66 59. Les femmes ont le nez plus court en moyenne, car sa longueur est de 46·8 mm; la largeur du nez est = 30·7 mm; l'indice nasal est = 66·22. En un mot, les hommes avec une longueur et une largeur plus considérables du nez en conservent les mêmes proportions.

De tous les caractères mentionnés plus haut il faut conclure que les deux sexes chez les Polonais du Royaume de Pologne présentent un type homogène qui ne diffère que par quelques détails de structure (et d'ailleurs d'une manière peu prononcée).

Le travail original, qui paraîtra en langue polonaise, contient plusieurs tableaux de caractères particuliers et de mesures, de même que des figures montrant la corrélation des divers caractères les uns avec les autres. En comparant les Polonais aux autres peuples de même souche, j'y retrouve les mêmes caractères communs; les différences n'apparaissent que dans les dimensions plus ou moins grandes de quelques parties, mais non dans leurs corrélations qui ne diffèrent que dans quelques particularités. Si les Polonais se distinguent par leurs dimensions plus petites et par leur structure plus faible de plusieurs peuples slaves, en particulier des Ruthènes et des Grands-Russes, et même des Letto-Lithuaniens et des Blancs-Russiens, ils les surpassent tous, en revanche, par une plus grande harmonie de structure, dans le rapport de la taille par ex. aux proportions du corps, dans la structure de la tête et de la face; c'est ce qui donne aux Polonais certains caractères aristocratiques, si l'on peut ainsi dire, dans la famille des peuples slaves.

En s'appuyant sur les caractères de ressemblance on peut en définitive diviser tous ces peuples en deux groupes. Je range dans le premier groupe les Polonais du Royaume de Pologne, ainsi que les Letto-Lithuaniens et les Blancs-Russiens qui s'en approchent le plus par leur structure; les Grands-Russes même s'y joignent en partie. Quant à ceux-ci, ce sont les Vieux-croyants (Starovières) qui ont conservé, dans la race, le plus de pureté, car depuis environ 300 ans ils restent isolés de toute influence étrangère. Au deuxième groupe appartiennent les Polonais de la Galicie, avec les Podoliens, les Ukraïniens, les Ruthènes de la Galicie; s'y joignent aussi en partie les montagnards Ruthènes qui, à côté de certains caractères

communs à ce groupe, présentent encore quelques caractères particuliers. Une certaine distinction entre ces deux groupes va de pair avec leur distribution géographique. Le premier occupe le nord-est, tandis que le deuxième habite le sud-ouest des anciennes terres polonaises. L'hétérogénéité que je reconnais dans ces types, le type septentrional et méridional de l'ancienne Pologne, a sans doute ses causes lointaines dans l'origine de ces groupes ainsi que dans les influences diverses qui datent de l'antiquité et qui ont formé la population de ces contrées. La partie septentrionale, avant l'arrivée des peuples slaves, était habitée probablement par une population finnoise qui s'est maintenue plus longtemps plus loin à l'est, dans les contrées occupées par les Grands-Russes. Les traces de cette population primitive non seulement se sont conservées chez nous dans certains caractères anthropologiques; elles sont mises au jour par les recherches archéologiques et linguistiques. Les Slaves ont pu imposer leur culture à la masse finnoise et la slaviser; la même chose est arrivée aux temps historiques et modernes dans les contrées occupées par les Grands-Russes, dans la Russie Centrale, pour la masse finnoise, pour les peuples habitant au nord et à l'est de la Russie auxquels celle-ci a plus ou moins imposé sa nationalité avec sa domination. De la même manière les Slaves Polonais, les Blancs-Russiens et les Letto-Lithuaniens assimilaient les Finnois, tout en les repoussant jusqu'aux bords de la mer Baltique où l'on retrouve encore aujourd'hui les restes des Estes ainsi que les Lives qui s'éteignent, et plus loin les Finnois de la Finlande, les Tavastes et les Karéliens. Il est facile de trouver des vestiges de parenté avec ces derniers chez les Letto-Lithuaniens, les Blancs-Russiens, les Grands-Russes, et même chez les Polonais septentrionaux (du Royaume de Pologne); on peut les poursuivre en passant de la mer Baltique vers le sud. La communauté anthropologique qui les unit (si nous laissons de côté la taille qui subit de grandes oscillations) se manifeste dans un type plus clair, dans un crâne plus allongé et moins large, dans une brachycéphalie plus petite qui atteint souvent presque la mésaticéphalie, dans un front et un occiput plus étroits, dans une face moins large et plus longue. Le groupe méridional, au contraire, où nous trouvons les Polonais et les Ruthènes de la Galicie, les Ukraïniens, les Podoliens et les montagnards Ruthènes, occupait un territoire qui de temps immémoriaux était habité par des masses de peuplades diverses dont les unes arrivaient

de l'Asie, les autres passaient par là vers l'occident. Les Slaves qui étaient situés sur la route des migrations des peuples, se sont métissés avec les autochtones et ont accueilli d'autres éléments que ceux du nord finnois. Il est impossible qu'aux temps historiques ils n'aient pas subi l'influence des invasions des hordes tatares et mongoles dont les vestiges, autrefois beaucoup plus nombreux, s'y retrouvent encore aujourd'hui, dans le type foncé et dans la brachycéphalie, parmi les colons des bords de la mer Noire, de la Crimée et du Caucase. Les caractères anthropologiques de ces groupes à mon avis sont essentiellement asiatiques et mongoloïdes, et se manifestent par un type beaucoup plus foncé (yeux, cheveux, peau), par un crâne plus large et moins allongé, par une brachycéphalie plus considérable, par un front et un occiput plus larges, par une face plus courte et présentant des arcades zygomatiques plus saillantes, etc.

Si l'on prend en considération le métissage qui existait dans l'Europe orientale et les influences exercées depuis des siècles sur sa population, au nord, par les peuples de race finnoise et, au sud, par ceux de race mongole asiatique, on comprend qu'il était inévitable que chez les Slaves se soient formées d'autres corrélations et d'autres variétés que chez les peuples de l'Europe centrale et occidentale. C'est pourquoi je pense que les trois types principaux des Européens, c'est-à-dire le type nordique, méditerranéen et alpin, auxquels on ajoute encore un ou deux autres pour les Slaves, ne peuvent pas servir de base pour la classification des races de l'Europe orientale. Il me semble qu'à mesure que notre connaissance de l'anthropologie des Slaves deviendra plus grande, le nombre de ces types augmentera. Ainsi, par exemple, en Lithuanie il en existe plusieurs: un type plus rare, qui présente une taille plus grande, une stature svelte, des cheveux blonds jaunâtres, des yeux bleus, un crâne mésaticéphale approchant de la brachycéphalie, un front et un occiput étroits, une face étroite et longue, un nez étroit, long et recourbé; c'est là le type des Finnois des bords de la mer Baltique que l'on rencontre parmi les Lettes et les Lithuaniens et même parfois parmi les Grands-Russes et les Polonais septentrionaux, et qui rappelle le type du roi Ladislas Jagiełło, sculpté sur son sarcophage dans la cathédrale de Cracovie. A côté de ce type, nous voyons un autre plus fréquent, surtout dans les plaines de la Samogitie, ayant une taille plus petite, une stature plutôt trapue mais plus solide, des cheveux blonds foncés ou chatains, des yeux gris-

bleus ou verdâtres, une brachycéphalie plus prononcée, une face plus courte et plus large, un front et un occiput assez étroits, un nez petit ou moyen. Des types semblables avec des variétés se rencontrent aussi parmi les Polonais septentrionaux et les Blancs-Russiens. C'est à une de ces variétés, avec association de caractères des montagnards polonais, avec une face plus longue et étroite, qu'appartient le type qui se rencontre quelquefois parmi les Mazures et parmi la population croisée des Lakhes et des montagnards: c'est le type indigène, celui des Piastes, représenté sur le sarcophage du roi Ladislas Łokietek dans la même cathédrale de Cracovie. Aujourd'hui encore, on observe parmi les Blancs-Russiens un type très répandu qui est celui des Kourganes et est caractérisé par une taille plutôt petite, des yeux gris verdâtres, un système musculaire peu développé, une mésaticéphalie, une face point large, médiocrement allongée, un nez petit et assez large: c'est le type nommé „type des Krivitches“ de l'ancien duché russe. Il se trouve avec ses variétés en Lithuanie et parmi la population de Vilna au XVI-e et au XVII-e siècle. Ce type a pénétré même en Pologne, comme résultat d'un métissage séculaire entre les Polonais, les Blancs-Russiens et les Lithuaniens, de milliers de captifs qu'on emmenait pendant les guerres, de colons qu'on y transplantait pendant la paix; il est même particulièrement répandu. On le voit souvent chez les habitants de Vilna, ce qui a attiré bien de fois l'attention des voyageurs: ces faces pâles, à l'expression mélancolique des yeux, où se peint une certaine résignation et la tristesse. Le représentant le plus inspiré de ce type était Adam Mickiewicz. Il est impossible de ne pas remarquer une certaine variété de l'élément finnois chez les paysans et la petite noblesse dans quelques régions de la Lithuanie et de la Russie Blanche, qui se manifeste dans une taille peu élevée, une structure plus faible, des yeux bleus ou verdâtres, des cheveux chatains, parfois avec une nuance rouge marron, un type plus brachycéphale, un front étroit et peu élevé, des arcades zygomatiques saillantes, une face oblongue et un nez obtus et souvent retroussé. Ce type rappelle le „Tchoukhna finnois“ (Karéliens) contemporain qui habite les bords de la mer Baltique plus au nord. Nous retrouvons ces caractères dans le visage de Thaddée Kościuszko ce qui, par quelques traits de physionomie, le rapprochait du tsar Paul I.

Tout autres étaient les éléments qui se sont associés pour con-

stituer les types méridionaux. Les uns: Ukraïniens, Podoliens, et particulièrement les montagnards se distinguent par une taille plus élevée, tandis que les autres, Polonais et Ruthènes de la Galicie, ont une taille beaucoup plus petite. Tous ont un type plus foncé. Un type plus commun chez les Polonais et les Ruthènes de la Galicie a une taille petite, une structure trapue, des yeux clairs ou foncés, une brachycéphalie très prononcée, un front et un occiput plus larges, une face large et basse et un nez petit ou moyen, étroit, parfois large. Un autre type qui se rencontre plus souvent parmi les Ukraïniens, les Ruthènes et les montagnards est brachycéphale, il a une taille plus élevée, une stature svelte mais solide, des cheveux plus foncés parfois bouclés, une peau basanée, des yeux foncés, un front et un occiput plus larges, une face large mais plus allongée, un nez plus étroit. Dans ce type de temps en temps apparaissent des caractères ou des vestiges seulement du mongolisme qui accompagnent la brachycéphalie, comme les arcades zygomatiques plus ou moins saillantes, la largeur du front et de l'occiput, les yeux obliques et la face plate, tandis qu'au nord nous rencontrons plutôt le prognatisme. Parmi les montagnards, surtout les montagnards polonais qui font l'objet de mes études actuelles, on peut observer souvent un type qui a beaucoup de caractères communs avec le premier et le deuxième groupe des Slaves. Ils sont foncés ainsi que les méridionaux, mais dépourvus de caractères mongoloïdes; leur front et leur occiput larges, leur face longue et étroite les rapprochent du groupe septentrional, mais ils conservent tout de même les différences typiques qui consistent en une brachycéphalie considérable, un front haut avec un profil beau et bien dessiné au-dessus du nez et avec de belles arcades sourcillières qui passent en haut en bregma élevé, en un prognatisme facial plus prononcé que celui du type septentrional, un nez long, droit, avec dos saillant, souvent en forme de nez de perroquet. On pourrait se demander si, dans ces traits des montagnards polonais contemporains, ne se manifestent pas les caractères slaves primitifs?

La solution de cette question, une des plus ardues dans l'anthropologie des variétés et des corrélations, ne sera possible que lorsque seront exécutées en Pologne des recherches systématiques et précises sur une quantité considérable d'individus et suivant une même méthode, de même que parmi les peuples de la Russie orientale. Les données que nous possédons jusqu'à présent semblent dé-

montrer cependant qu'en s'appuyant sur les caractères anthropologiques qui nous sont connus, les peuples slaves qui habitent les contrées situées entre la Vistule et le Dnieper, entre la mer Baltique et les steppes de Kherson, peuvent être divisés en deux groupes: un groupe septentrional et un groupe méridional.

Studya anatomiczne nad szparkami oddechowemi u roślin dwuliściennych. — Anatomische Studien über die Spaltöffnungen bei den Dikotylen.

Mémoire

de M. **BOLESŁAW HRYNIEWIECKI**,

présenté par M. W. Rothert m. c. dans la séance du 3 Juin 1912.

(Planches XXVII—XXXI).

In der vorigen Arbeit u. T. „Ein neuer Typus der Spaltöffnungen bei den Saxifragaceen“ [1]) habe ich einen neuen eigentümlichen Typus der Spaltöffnungen beschrieben, welche ihrem Bau nach „trichterförmige Spaltöffnungen“ genannt werden können. Ich habe weiter konstatiert, daß dieser Typus in der Familie der Saxifragaceen häufig vorkommt, und habe die Entstehungsweise der Spaltöffnungen an jungen Blättern verfolgt, außerdem auch bei den Cunoniaceen und Platanaceen beobachtet.

Jetzt will ich einige Nachträge bringen, welche zum Teil die früher untersuchte Familie *Saxifragaceae* betreffen, zum Teil wieder sich auf viele andere Familien beziehen, da es sich darum handelte, festzustellen, inwiefern dieser Typus auch bei anderen Dikotylen vorkommt.

Innerhalb der Familie *Saxifragaceae* kann ich über einige neue Untersuchungen berichten, und zwar über Spaltöffnungen bei einigen Arten der Gattungen 1) *Saxifraga*, 2) *Ribes* und 3) über die Spaltöffnungen an anderen Organen, wie Stengel, Blattstiel, Kelch- und Kronenblätter.

Saxifraga.

Fast alle von mir früher untersuchten *Saxifraga*-Arten haben normale Spaltöffnungen mit der einzigen Ausnahme von *Saxifraga*

[1]) Bulletin de l'Acad. des Sciences de Cracovie, Sér. B, Février 1912. S. 52—73, Taf. III—VI.

pensylvanica L., welche auf der Oberseite den Übergangstypus der Spaltöffnungen wie *Bergenia* hat und auf der Unterseite den neuen trichterförmigen Typus darstellt.

Dieser Umstand zwang mich, die anderen nahe verwandten Arten aus derselben Sektion *Boraphila* betreffs der Spaltöffnungen zu untersuchen. Da ich diesbezügliches Material von dem Pomologischen Garten von Regel und Kesselring in St-Petersburg bekommen habe, untersuchte ich folgende Arten aus der genannten Sektion, welche im Botanischen Garten der Kais. Universität Jurjew (Dorpat) kultiviert werden.

Saxifraga Forbesii Vasey (Dorpat)[1]. Auf beiden Blattseiten sind die Spaltöffnungen gleich und stellen einen Übergangstypus vom normalen zum neuen trichterförmigen dar; der Hinterhof viel kleiner als der Vorhof. (Taf. XXVII, Fig. 1: Unterseite, Fig. 2: Oberseite).

Denselben, dem normalen sehr nahe stehenden Typus finden wir auch bei folgenden Arten:

Saxifraga micranthifolia Steud., — *Saxifraga hieraciifolia* W. K., — *Saxifraga nivalis* L. und *Saxifraga stellaris* L.

Der Unterschied von den normalen Spaltöffnungen besteht nur darin, daß der Vorhof viel länger und breiter ist als der Hinterhof. Bei der Vergleichung der Zeichnungen der Spaltöffnungen aller von mir untersuchten *Saxifraga*-Arten sieht man gleich diesen Unterschied, da alle anderen Arten fast gleichen Vorhof und Hinterhof haben, und der letztere sehr oft mehr verbreitert ist als der erstere.

Die Schließzellen variieren bezüglich ihrer Größe: die größten finden wir bei *Saxifraga Forbesii* und *S. hieraciifolia*; von mittlerer Größe bei *S. micranthifolia* und *S. nivalis* und die kleinsten bei *S. stellaris*. (Taf. XXVII, Fig. 3: Unterseite; Fig. 4: Oberseite).

Außerdem habe ich noch zwei *Saxifraga*-Arten aus anderen Sektionen untersucht, nämlich:

Saxifraga cernua L. (Dorpat) und *Saxifraga sarmentosa* L. (Dorpat, Treibhaus).

Beide besitzen normale Spaltöffnungen.

[1]) Abkürzungen: Botanischer Garten bei d. kais. Univ. Jurjew (Dorpat) = Dorpat; Botan. Garten bei d. Univ. Krakau = Krakau; Botan. Garten bei d. Univ. Graz = Graz; Botan. Garten bei d. Univ. Palermo = Palermo; Königl. Botanisch. Garten in Dahlem = Berlin.

Ingesamt habe ich 34 *Saxifraga*-Arten untersucht und nur bei einer Art (*S. pensylvanica* L.) trichterförmige Spaltöffnungen gefunden, obgleich die Tendenz zu dieser Differenzierung des Spaltöffnungs-Apparates bei allen von mir untersuchten Vertretern der Sektion *Boraphila* vorkommt, so daß diese an die Gattung *Bergenia*[1]) erinnert.

Ribes.

Ganz anders sind die Verhältnisse bei der Gattung *Ribes*. Hier scheint der neue Typus der Spaltöffnungen konstant zu sein. Ich untersuchte früher 19 Arten und fand überall denselben Typus der Spaltöffnungen. Jetzt kann ich 8 Arten hinzufügen, welche auch alle trichterförmige Spaltöffnungen auf der Blattunterseite haben, nämlich:

Ribes triste Pall. (Krakau)[2]), — *Ribes prostratum* L'Hérit. (Krakau), — *Ribes floridum* L'Hérit. (Krakau), — *Ribes aureum* Pursh (Krakau). — *Ribes integrifolium* Phil. (Krakau) (Taf. XXVII, Fig. 5). — *Ribes lacustre* Poir. (Krakau), — *Ribes laurifolium* Jancz. (Krakau) (Taf. XXVII, Fig. 6), — *Ribes Henryi* Franchet. (Krakau).

Die Konstanz im Bau des Spaltöffnungs-Apparates bei den 27 Arten derselben Gattung ist sehr charakteristisch. Ich untersuchte die Vertreter aller Sektionen innerhalb der Gattung und fand überall dasselbe Bild, obgleich viele Arten in biologischer Hinsicht sich voneinander stark unterscheiden. Es war interessant, z. B. denselben Typus der Spaltöffnungen bei den immergrünen Blättern der *Ribes*-Arten zu finden, wie bei *Ribes laurifolium, R. integrifolium, R. Henryi, R. Gayanum* und *R. viburnifolium*. Die Epidermiszellen bei verschiedenen Arten unterscheiden sich sehr stark untereinander bezüglich der Größe und Dicke der Wände und der Entwicklung der Kutikularschicht, je nach der mehr hygrophytischen oder xerophytischen Struktur der Blätter; trotzdem bleibt der Typus der Spaltöffnungen immer konstant. Das beweist, daß wir hier mit einem scharf ausgeprägten phyletischen Merkmal zu tun haben.

[1]) B. Hryniewiecki, a. a. O., S. 57—58, Taf. III, Fig. 9 u. 10.

[2]) Für die Verschaffung der Materials bin ich Herrn Prof. E. v. Janczewski zu innigem Dank verpflichtet.

Spaltöffnungen an verschiedenen Pflanzenorganen.

Ich habe solche Pflanzen gewählt, wo der neue trichterförmige Typus der Spaltöffnungen an den Blättern stark ausgeprägt ist, und zwar: *Rodgersia tabularis* (Hemsley) Kom., *Boykinia rotundifolia* Parry und *Francoa appendiculata* Cav.

Bei *Rodgersia tabularis* (Dorpat) konnte ich mich überzeugen, daß derselbe Typus der Spaltöffnungen sowohl bei den großen grundständigen als auch bei den kleinen achselständigen Blättern konstant bleibt. Am Stengel sind die Spaltöffnungen viel größer, aber der Typus bleibt unverändert, wie man sich aus Fig. 7, Taf. XXVII, überzeugen kann.

Dasselbe finden wir auch bei dicken Blattstielen der grundständigen Blätter, obgleich die Spaltöffnungen an diesen sehr selten auftreten. Auf dem in Fig. 8, Taf. XXVII, dargestellten Schnitt sieht man zwei Spalten; eine von ihnen ist stark emporgehoben und zeigt den schön ausgeprägten neuen Typus, die andere erinnert dagegen mehr an den normalen Typus. Das kommt daher, daß wir hier Spaltöffnungen in verschiedenen Entwicklungsstadien finden; während die älteren Stadien die eigentümliche trichterförmige Struktur besitzen, stehen die jungen Stadien, wie ich das früher gezeigt habe, dem normalen Typus viel näher[1]).

Bei *Boykinia rotundifolia* (Dorpat) unterscheiden sich die Spaltöffnungen des Stengels und des Blattes in Größe nicht wesentlich voneinander, und der allgemeine Typus bleibt in beiden Fällen konstant (Taf. XXVII, Fig. 9: Blattoberseite, Fig. 10: Blattunterseite, Fig. 11: Stengel).

Francoa appendiculata (Dorpat) besitzt auch die trichterförmigen Spaltöffnungen an der Blattunterseite, wie auch am Stengel (Taf. XXVII, Fig. 13: Blatt, Fig. 12: Stengel).

Meine weiteren Untersuchungen betreffen das Auftreten der Spaltöffnungen auf Blumenblättern, d. h. auf Organen, die phylogenetisch aus assimilierenden Blättern hervorgegangen sind. Die Untersuchungen von Hildebrand, Czech, Hiller, Louise Dodel-Müller, Grace D. Chester und O. Porsch[2]) haben

[1]) A. a. O., S. 68—69.

[2]) Hildebrand, Über das Vorkommen von Spaltöffnungen auf Blumenblättern, Bonn, 1861; Czech, Über die Funktion der Stomata, Bot. Zeit. 1869; De

gezeigt, daß die Spaltöffnungen an solchen Organen schon frühzeitig in verschiedenem Maße rückgebildet werden.

Da ich aber in meiner früheren Arbeit gezeigt habe, daß sogenannte trichterförmige Spaltöffnungen nur auf älteren Blättern auftreten, während an den jungen Blättern diese Organe ganz normale Struktur haben, so hoffte ich, an den Blumenblättern mehr jugendliche Stadien der Entwicklung dieses Apparates zu finden. Zu diesem Zwecke untersuchte ich Kelch- und Kronenblätter von *Philadelphus coronarius* L. (Dorpat) in dieser Hinsicht. An den Blumenblättern sind die Spaltöffnungen in geringer Menge vorhanden und zeigen sehr oft verschiedene Verwachsungen; wo sie aber gut entwickelt sind, haben sie eine sehr ähnliche trichterförmige Struktur wie die Spaltöffnungen an den Blättern, obgleich sie schon nahe dem normalen Typus stehen, besonders die Spaltöffnungen an Kronenblättern. (Taf. XXVII, Fig. 15 u. 16: Kelchblätter; Fig. 14: Kronenblätter).

Es ist sehr interessant, daß wir auf jungen Blättern von *Philadelphus coronarius* sehr scharf ausgeprägten trichterförmigen Typus der Spaltöffnung schon in sehr jungen Stadien finden, wie man das an dem Querschnitt eines sehr jungen, kaum 1 cm langen Blattes von *Philadelphus* sieht. (Taf. XXVIII, Fig. 17).

Um zu erfahren, wie sehr dieser neue Typus der trichterförmigen Spaltöffnungen verbreitet ist, schenkte ich spezielle Aufmerksamkeit den mit den Saxifragaceen nahe verwandten Familien in der Reihe der *Rosales*, welche in meiner früheren Arbeit nur flüchtig untersucht wurden.

Spaltöffnungsapparat bei anderen Rosales.

Crassulaceae.

In meiner früheren Arbeit befaßte ich mich mit den Spaltöffnungen nur bei drei Arten dieser Familie (*Sedum maximum* Suter,

Bary, Vergleichende Anatomie, 1877, S. 49; Hiller, Untersuchungen über die Epidermis der Blumenblätter, Pringsh. Jahrb., XV, 1884; L. Dodel-Müller, Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter, Nov. Acta d. Leopold. Carol. Ak., LIV, Ser. I; Chester Grace D., Bau und Funktion der Spaltöffnungen auf Blumenblättern und Antheren, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., XV, 1897; Otto Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, Jena, 1905, S. 55 ff.

S. Aizoon L. und *Sempervivum globiferum* L.). Jetzt wurden folgende Arten anatomisch untersucht:

Sedum spectabile Boreau (Berlin), — *Sedum Maximowiczii* Regel (Berlin), — *Sedum kamtschaticum* Fisch. (Krakau), — *Sedum Selskianum* Rgl. (Krakau), — *Sedum album* L. (Krakau), — *Sempervivum affine* Lamotte (Krakau), — *Cotyledon orbiculata* L. (Palermo), — *Cotyledon Schneideckeri* L. De Smet. (Palermo), — *Cotyledon pubescens* Bak. (Palermo), — *Umbilicus spinosus* DC. (Dorpat), — *Bryophyllum calycinum* Salisb. (Dorpat), — *Kalanchoë marmorata* Bak. (Palermo), — *Kalanchoë crenata* Haw. (Palermo), — *Crassula lactea* Ait. (Palermo), — *Crassula portulacea* Lam. (Palermo), — *Crassula falcata* Willd. (Palermo), — *Crassula tetragona* L. (Palermo) — *Crassula marginalis* Ait. (Palermo), — *Rochea coccinea* DC. (Palermo).

Die Spaltöffnungen sind bei allen genannten Arten so auf der Oberseite, wie auch auf der Unterseite ganz normal; nirgends habe ich den neuen Typus bemerkt.

Platanaceae.

Platanus occidentalis L. (Krakau). Trichterförmige Spaltöffnungen auf der Unterseite (Taf. XXVIII, Fig. 18). Der Typus ist derselbe, wie bei der früher untersuchten Art *Pl. orientalis* L.; hier also bleibt dieses Merkmal konstant. Es ist interessant, diese Spaltöffnungen mit denen bei *Acer platanoides* L. zu vergleichen (Taf. XXVIII, Fig. 23). Obgleich die Blätter sehr ähnlich sind, unterscheiden sich ihre Spaltöffnungen sehr voneinander: bei *Platanus* sind sie trichterförmig, bei *Acer* normal.

Ich habe auch an jungen Blättern von *Platanus occidentalis* dieselben Entwicklungsstadien beobachtet, welche ich früher bei *Rodgersia tabularis* und *Brexia madagascariensis* beschrieben habe[2]), nämlich eine Reihe von Übergängen vom normalen Typus der Spaltöffnungen zu dem neuen. An Fig. 20, Taf. XXVIII, sehen wir eine Spaltöffnung vom normalen Typus mit gleich großem Vorhof und Hinterhof und einer Zentralspalte. Die Abbildungen 21, 22, Taf. XXVIII, zeigen uns, wie sich allmählich der mittlere Spalt erweitert und einen geschlossenen, aus der Verschmelzung beider Höfe entstandenen Hohlraum bildet.

[1]) A. a. O., S. 68 u. ff.

Auf den jungen Blättern kann man auch sehr eigentümliche, dünne Kutikularfortsätze, welche den Eingang in die Spaltöffnung bedecken, beobachten (Taf. XXVIII, Fig. 19). Diese Fortsätze sind an alten Blättern meistens abgebrochen und abgefallen.

Rosaceae.

In meiner vorigen Arbeit habe ich Spaltöffnungen nur von *Aruncus silvestris* Kostel. anatomisch untersucht. Jetzt wurden noch folgende Arten berücksichtigt.

S p i r a e o i d e a e.

Physocarpus opulifolia (L.) Maxim. (Dorpat). Spaltöffnungen auf der Unterseite normal, emporgehoben; der Vorhof viel breiter als der Hinterhof.

Spiraea amurensis Maxim. (Dorpat). Unterseite; normal, etwas emporgehoben.

Spiraea digitata Willd. (Dorpat). Unterseite; normal.

Spiraea crenata L. (Dorpat). Unterseite; normal.

Spiraea cana Waldst. et Kit. (Dorpat). Unterseite; normal.

Spiraea japonica L. f. (Dorpat). Unterseite. Spaltöffnungen etwas eingesenkt, normal.

Spiraea chinensis Maxim. (Dorpat). Unterseite; normal.

Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br. (Dorpat). Unterseite; normal, etwas über die Oberfläche des Blattes emporgehoben.

P o m o i d e a e.

Pirus communis L. (Dorpat). Unterseite. Spaltöffnungen in der Vertiefung der Blattoberfläche, mit starken äußeren Kutikularleisten versehen, normal; der Vorhof etwas breiter als der Hinterhof.

Pirus Malus L. (Dorpat). Unterseite; Spaltöffnungen in gleicher Ebene mit der Epidermis, normal.

Raphiolepis indica (L.) Lindl. (Palermo). Unterseite. Spaltöffnungen normal. Der Vorhof stark verbreitert, mit scharf zugespitzten Kutikularanhängseln versehen (Taf. XXVIII, Fig. 25).

Crataegus coccinea L. (Dorpat). Unterseite. Spaltöffnungen normal; der Vorhof viel breiter als der Hinterhof (Taf. XXVIII, Fig. 24).

Crataegus pinnatifida Bge. (Dorpat). Unterseite. Scharf ausgeprägter, neuer, trichterförmiger Typus der Spaltöffnungen; die äußeren und die inneren Kutikularleisten stark entwickelt (Taf. XXVIII, Fig. 26).

Rosoideae.

Rubus crataegifolius Bunge (Dorpat). Spaltöffnungen auf der Unterseite, normal, sehr klein, in gleicher Ebene mit der Epidermis.

Rubus grandifolius Salisb. (Dorpat). Unterseite: Spaltöffnungen etwas emporgehoben, normal.

Rubus idaeus L. (Dorpat) Unterseite. Die Spaltöffnungen erheben sich stark über die Oberfläche des Blattes, normal.

Fragaria mexicana Schlecht. (Dorpat). Unterseite. Spaltöffnungen in der Vertiefung, normal.

Potentilla atrosanguinea Lodd. (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten normal; unten etwas emporgehoben.

Waldsteinia geoides Willd. (Dorpat). Unterseite; normal.

Coluria geoides R. Br. (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten, normal, emporgehoben.

Geum japonicum Thbg. (Dorpat). Unterseite; normal.

Geum strictum Ait. (Dorpat). Unterseite; normal.

Ulmaria Filipendula (L.) J. Hill. (Dorpat). Unterseite; normal.

Ulmaria palustris Mönch. (Dorpat). Unterseite. Spaltöffnungen normal, stark emporgehoben.

Agrimonia parviflora Spreng. (Dorpat). Unterseite; normal; etwas emporgehoben.

Sanguisorba alpina Bunge (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten normal, in starken Vertiefungen der Blattoberfläche.

Sanguisorba officinalis L. (Dorpat). Spaltöffnungen auf der Unterseite normal, in einer Vertiefung.

Rosa canina L. (Dorpat). Spaltöffnungen normal, auf der Unterseite ein wenig vertieft.

Prunoideae.

Amygdalus nana L. (Dorpat). Unterseite; normal.

Prunus chamaecerasus Jacq. (Dorpat). Unterseite; normal.

Prunus Padus L. (Dorpat). Unterseite; normal.

Leguminosae.

Papilionatae.

Genisteae.

Templetonia retusa R. Br. (Palermo). Spaltöffnungen groß, normal, auf der Unterseite in einer kleinen Vertiefung.

Lupinus luteus L. (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten normal; auf der Oberseite in Vertiefungen.

Trifolieae.

Melilotus officinalis Desr. (Dorpat). Spaltöffnungen normal auf beiden Blattseiten, in Vertiefungen.

Loteae.

Lotus corniculatus L. (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten normal, ein wenig vertieft.

Anthyllis Vulneraria L. (Dorpat). Auf beiden Blattseiten normal; auf der Oberseite in Vertiefungen.

Galegeae.

Galega officinalis L. (Dorpat). Auf beiden Blattseiten normal; auf der Oberseite in Vertiefungen.

Caragana arborescens Lam. (Dorpat). Unterseite; normal, in Vertiefungen.

Caragana ferox Lam. (Dorpat). Unterseite; normal, in Vertiefungen, starke äußere Kutikularleisten.

Hedysareae.

Coronilla varia L. (Dorpat). Auf beiden Blattseiten normal; oben in Vertiefungen, unten in gleicher Ebene.

Vicieae.

Vicia fulgens Batt (Dorpat). Auf beiden Blattseiten normal.

Lathyrus Nissolia L. (Dorpat). Normal; auf beiden Blattseiten etwas vertieft.

Pisum sativum L. (Dorpat). Auf beiden Blattseiten, normal; auf der Oberseite etwas vertieft.

Phaseoleae.

Phaseolus multiflorus Willd. (Dorpat). Normal; auf der Oberseite etwas vertieft; auf der Unterseite emporgehoben.

Glycine hispida Maxim. (Dorpat). Normal; auf beiden Blattseiten etwas vertieft.

Aus diesen Untersuchungen kann man schließen, daß der neue

trichterförmige Spaltöffnungstypus, der in der Familie *Saxifragaceae* so verbreitet und auch für die Familien *Cunoniaceae* und *Platanaceae* charakteristisch ist, bei anderen Familien in der Reihe *Rosales* fast gar nicht vorkommt. Die einzige merkwürdige Ausnahme stellt nur *Crataegus pinnatifida* Bge. (*Rosaceae*) dar, wo man den sehr scharf ausgeprägten neuen Typus der Spaltöffnungen findet.

Spaltöffnungsapparat bei anderen Dikotylen.

Moraceae.

Humulus Lupulus L. (Dorpat). Unterseite. Normal.

Polygonaceae.

Rheum Emodi Wall. (Graz). Normal auf beiden Blattseiten; oben tiefer als Blattoberfläche; unten emporgehoben.

Rheum palmatum L. (Graz). Ebenso.

Polygonum sachalinense F. Schmidt (Dorpat). Unterseite. Normal.

Ranunculaceae.

Aquilegia vulgaris L. (Dorpat). Unterseite; normal; etwas emporgehoben; die Anhangsleisten fehlen fast ganz.

Cimicifuga foetida L. (Dorpat). Unterseite; normal; etwas emporgehoben.

Clematis orientalis L. (Dorpat). Unterseite; normal; in gleicher Ebene mit der Blattfläche.

Cruciferae.

Hesperis matronalis L. (Dorpat).

Cochlearia Armoracia L. (Dorpat),

Bunias orientalis L. (Dorpat). Spaltöffnungsapparat bei allen Arten normal; auf der Unterseite.

Resedaceae.

Reseda alba L. (Dorpat). Unterseite. Normal.

Droseraceae.

Drosera longifolia L. (Livland, Sadjerw). Auf beiden Blattseiten normal, etwas emporgehoben.

Euphorbiaceae.

Ricinus japonicus Thunb. (Dorpat). Normal, auf beiden Blattseiten.

Celastraceae.

Elaeodendron glaucum Pers. (Palermo). Unterseite. Scharf ausgeprägter trichterförmiger Typus (Taf. XXVIII, Fig. 29).

Elaeodendron capense Eckl. et Zey. (Palermo). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXVIII, Fig. 30).

Aceraceae.

Acer platanoides L. (Dorpat). Unterseite. Normal. (Taf. XXVIII, Fig. 23).

Balsaminaceae.

Impatiens Roylei Walp. (Dorpat). Unterseite; normal; ein wenig emporgehoben.

Vitaceae.

Vitis amurensis Rupr. (Dorpat). Unterseite; normal.

Malvaceae.

Althaea rosea Cav. (Dorpat). Auf beiden Blattseiten normal; unten etwas emporgehoben.

Araliaceae.

Meryta Denhamii Seem. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite stehen dem neuen Typus sehr nahe. Der Vorhof breit trichterförmig erweitert, mit starken, zugespitzten Kutikularanhangsleisten; Hinterhof sehr klein, durch starke innere Anhängsel geschlossen (Taf. XXVIII, Fig. 28). Atmungshöhle sehr oft mit stark verdickten Zellen gefüllt (Taf. XXVIII, Fig. 27).

Umbelliferae.

Levisticum officinale Koch (Dorpat). Unterseite. Normal; in kleiner Vertiefung.

Ferula abyssinica Hochst. (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten klein, normal.

Astrantia major L. (Dorpat). Unterseite. Normal; etwas emporgehoben.

Chaerophyllum temulum L. (Dorpat). Unterseite. Normal.

Heracleum pubescens MB. (Dorpat). Auf beiden Blattseiten, normal.

Hydrophyllaceae.

Wigandia caracassana H. B. K. (Palermo). Spaltöffnungen auf der Unterseite erheben sich stark über die Blattoberfläche; normal. Die Struktur der Blattes ist sehr locker und erinnert wegen des stark entwickelten Schwammparenchyms und der mächtigen Interzellularräume an die Struktur des Blattes bei der früher untersuchten Saxifragaceen-Art *Rodgersia tabularis*, wo ich zum ersten Mal den neuen Typus der Spaltöffnungen konstatiert habe; trotzdem bleibt der Spaltöffnungsapparat normal (Taf. XXVIII, Fig. 51).

Scrophulariaceae.

Verbascum Thapsus L. (Dorpat). Auf beiden Blattseiten normal, emporgehoben.

Dipsaceae.

Dipsacus laciniatus L. (Dorpat). Auf beiden Blattseiten normal, etwas emporgehoben.

Campanulaceae.

Campanula Trachelium L. (Dorpat). Unterseite; normal.

Compositae.

Andere Familien untersuchte ich nur flüchtig und wählte mir zur Untersuchung ihre Vertreter ganz zufällig; genauer befaßte ich mich nur mit der Familie *Compositae* und besonders mit der Unterfamilie *Senecioneae*, und zwar aus folgendem Grunde. Meine früheren Untersuchungen zeigten mir, daß *Petasites*-Arten ganz eigentümliche Spaltöffnungen besitzen, welche Haberlandt „Schwimmblatttypus“ nennt[1]). Da aber diese Pflanzengattung keine schwimmenden Blätter hat, so kann hier kaum von einer direkten Anpassung wie bei echten Wasserpflanzen, die Rede sein. Allem Anschein nach haben wir in diesem Falle mit einem phyletischen Merkmal zu tun, d. h. mit einem Anpassungsmerkmal entfernter Vorfahren

[1]) G. Haberlandt. Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora 1887, Nr. 7.

dieser Pflanzen. Deswegen schien es mir lohnenswert, die ganze natürliche Gruppe der mit *Petasites* nahverwandten Pflanzen betreffs der Spaltöffnungen zu untersuchen, um zu konstatieren, inwiefern dieser Spaltöffnungstypus in dieser Gruppe vorkommt und welche Modifikationen er erfährt.

Als besonders günstiges Material eignet sich zu solchen Untersuchungen die Gattung *Senecio* mit ihren zahlreichen Arten, welche in biologischer Hinsicht sich voneinander stark unterscheiden, je nachdem sie mehr dem hygrophytischen oder xerophytischen Leben angepaßt sind. Während meines Aufenthaltes in Palermo im Februar und März 1912 konnte ich dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Borzi, der mir einen Platz in seinem Institut anbot und das nötige Material aus dem dortigen Botanischen Garten zur Verfügung stellte, diese Untersuchungen durchführen [1]).

Außer zahlreichen Senecioneen habe ich noch zum Vergleich auch andere Kompositen untersucht.

Senecioneae.

Petasites officinalis Mönch. (Graz, Steirische Alpen: Hochlantsch). Unterseite. Schwimmblatttypus [2]).

Petasites niveus Baumg. (Graz, Dorpat). Unterseite. Schwimmblatttypus (Taf. XXVIII, Fig. 32).

Petasites albus (L.) Gärtn. (Dorpat). Unterseite. Schwimmblatttypus (Taf. XXVIII, Fig. 34).

Tussilago farfara L. (Dorpat). Unterseite. Schwimblatttypus (Taf. XXVIII, Fig. 33).

Arnica sachalinensis A. Gray. (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten trichterförmig, mit starken äußeren Kutikularleisten versehen, etwas emporgehoben. (Taf. XXIX, Fig. 39: Unterseite, Fig. 40: Oberseite).

Doronicum caucasicum MB. (Dorpat). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXVIII, Fig. 35).

Doronicum austriacum Jacq. (Tatra: Strążyska-Tal). Unterseite. Spaltöffnungen fast normal, mit starken, emporgehobenen äußeren Kutikularleisten versehen; der Vorhof größer als der Hinterhof

[1]) Ich halte es für eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. A. Borzi meinen aufrichtigsten Dank abzustatten.

[2]) Bulletin de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1912, Février. Taf. III, Fig. 2.

(Taf. XXVIII, Fig. 37). Auf einem anderen, in Dorpat kultivierten Exemplare konnte ich auch Spaltöffnungen konstatieren, welche einen Übergang von dem normalen zum Schwimmblatttypus darstellen (Taf. XXVIII, Fig. 36).

Homogyne alpina Cass. (Tatra). Unterseite. Scharf ausgeprägter trichterförmiger Typus (Taf. XXVIII, Fig. 38).

Ligularia clivorum Maxim. (Dorpat). Unterseite. Schwimmblatttypus mit einigen Übergängen zum normalen Typus; Spaltöffnungen erheben sich stark über die Oberfläche des Blattes (Taf. XXIX, Fig. 41 u. 42).

Ligularia macrophylla DC. (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten, in Vertiefungen, ziemlich normal; erinnern an den Muscineentypus (Taf. XXIX, Fig. 46: Oberseite, Fig. 47: Unterseite).

Ligularia speciosa Fisch. et Mey. (Dorpat). Unterseite. Spaltöffnungen stehen dem normalen Typus nahe, erheben sich über die Blattfläche; Vorhof länger als der Hinterhof; starke, zugespitzte äußere Vorsprünge (Taf. XXIX, Fig. 45).

Ligularia japonica (Thunb.) Less. (Palermo). Unterseite, trichterförmiger Typus; Spaltöffnungen in Vertiefungen (Taf. XXIX, Fig. 48).

Ligularia Kämpferi (DC.) Sieb. et Zucc. (Palermo). Unterseite. Spaltöffnungen in einer Vertiefung, ziemlich normal, mit Übergang zu dem trichterförmigen Typus (Taf. XXIX, Fig. 43 u. 44).

Senecio bicolor Tod. (Palermo). Unterseite. Normal, die Nachbarzellen etwas emporgehoben; die Schließzellen eingesenkt (Taf. XXX. Fig. 68).

Senecio antheuphorbium (L.) Hook. fil. (Palermo). Spaltöffnungen sehr groß, auf beiden Blattseiten, dem trichterförmigen Typus gehörend (Taf. XXX, Fig. 60: Oberseite; Fig. 63: Unterseite).

Senecio pandurifolius C. Koch. (Dorpat). Junges Blatt. Spaltöffnungen auf der Unterseite erheben sich stark über die Blattfläche und stehen dem Schwimmblatttypus nahe (Taf. XXIX, Fig. 51).

Senecio odorus Sch. Bip. (Palermo). Auf beiden Blattseiten scharf ausgeprägter trichterförmiger Typus (Taf. XXX, Fig. 65: Unterseite; Fig. 71: Oberseite).

Senecio ficoides Fiori e Paoletti *(Kleinia Mandraliscae* Tineo) (Palermo). Spaltöffnungen in Vertiefungen, mit starken äußeren Kutikularleisten, normalem Vor- und Hinterhof.

Senecio grandifolius Less. (Palermo). Unterseite. Übergangstypus zwischen normalen und trichterförmigen Spaltöffnungen (Taf. XXIX, Fig. 56).

Senecio sarracenicus L. (Dorpat). Spaltöffnungen sehr groß, auf beiden Blattseiten; scharf ausgeprägter trichterförmiger Typus (Taf. XXX, Fig. 58: Oberseite; Fig. 59: Unterseite).

Senecio mikanioides Otto (Palermo). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXIX, Fig. 57).

Senecio succulentus Sch. Bip. (Palermo). Spaltöffnungen in Vertiefungen; trichterförmiger Typus (Taf. XXX, Fig. 64).

Senecio hadiensis Forsk. (Palermo). Unterseite. Übergangstypus zwischen dem normalen und dem trichterförmigen; der Vorhof viel breiter als der Hinterhof (Taf. XXXI, Fig. 89).

Senecio Petasites DC. (Palermo). Unterseite. Schwimmblatttypus; die Spaltöffnungen erheben sich stark über die Blattfläche (Taf. XXXIX Fig. 49).

Senecio aureus C. Sm. (Palermo). Unterseite. Spaltöffnungen fast normal, emporgehoben, der Vorhof breiter als der Hinterhof (Taf. XXIX, Fig. 54).

Senecio vulgaris L. (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten normal, mit großen äußeren Anhangsleisten versehen (Taf. XXIX, Fig. 52: Oberseite, Fig. 53: Unterseite).

Senecio suaveolens Ell. (Krakau). Unterseite. Normal; der Vorhof breiter als der Hinterhof; emporgehoben (Taf. XXIX, Fig. 55).

Senecio subscandens Hochst. (Palermo). Unterseite. Ziemlich normal. Die Nachbarzellen verschließen die Öffnung (Taf. XXIX, Fig. 50).

Senecio kleinioides Oliver et Hiern. (Palermo). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten trichterförmig (Taf. XXX, Fig. 69: Oberseite; Fig. 70: Unterseite).

Senecio kleinia Less. (Palermo). Normal, mit Übergang zum trichterförmigen Typus; der Hinterhof viel kleiner als der Vorhof (Taf. XXX, Fig. 62).

Senecio articulatus Sch. Bip. (Palermo). Unterseite. Normal (Taf. XXX, Fig. 67). Der Stengel aber besitzt Spaltöffnungen vom trichterförmigen Typus, die in starken Vertiefungen liegen (Taf. XXX, Fig. 61).

Senecio candidus DC. (Dorpat). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXX, Fig. 66).

Eupatorieae.

Eupatorium ianthinum Hemsl. (Palermo). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 78).

Eupatorium album L. (Palermo). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 90).

Eupatorium aromaticum L. (Palermo). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 83).

Astreae.

Psiadia glutinosa Jacq. (Palermo). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 72).

Inuleae.

Inula Helenium L. (Dorpat). Spaltöffnungen auf der Unterseite erheben sich stark über die Blattfläche; trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 86).

Humea elegans Sm. (Palermo). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 75).

Tarchonanthus camphoratus L. (Palermo). Unterseite. Trichterförmiger Typus; Spaltöffnungen emporgehoben (Taf. XXXI. Fig. 79).

Telekia speciosa Baumg. (Dorpat). Unterseite. Trichterförmiger Typus; Spaltöffnungen emporgehoben (Taf. XXXI, Fig. 87).

Telekia cordifolia DC. (Palermo). Unterseite. Tichterförmiger Typus. Spaltöffnungen in gleicher Ebene mit der Blattfläche (Taf. XXXI, Fig. 74).

Helichrysum rupestre DC. (Palermo). Unterseite. Spaltöffnungen stark emporgehoben. Trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 76).

Helichrysum lanatum DC. (Palermo). Unterseite. Spaltöffnungen erheben sich etwas über die Blattfläche. Trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 82).

Helichrysum orientale Gärtn. (Palermo). Unterseite. Spaltöffnungen emporgehoben. sehr eigentümlich, dem Schwimmblatttypus nahe stehend; die kurzen äußeren Vorsprünge sind nach innen gerichtet (Taf. XXXI, Fig. 88).

Pluchea Dioscoridis (L.) DC. (Palermo). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 84).

Heliantheae.

Helianthus annuus L. (Dorpat). Spaltöffnungen normal auf beiden Blattseiten; innere Kutikularleisten fehlen.

Silphium perfoliatum L. (Dorpat). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 77).

Dahlia variabilis (W.) Desf. (Dorpat). Trichterförmiger Typus auf beiden Blattseiten (Taf. XXXI, Fig. 73: Unterseite; Fig. 80: Oberseite).

Encelia calva A. Gray. (Dorpat). Spaltöffnungen normal auf beiden Blattseiten.

Verbesina crocata Less. (Palermo). Unterseite; ziemlich normal; der Hinterhof etwas kleiner als der Vorhof.

Podachaenium eminens (Lag.) Schultz Bip. (*Ferdinanda eminens* Lag.) (Palermo). Unterseite. Trichterförmiger Typus. Spaltöffnungen erheben sich über die Blattfläche (Taf. XXXI, Fig. 81).

Cynareae.

Centaurea macrocephala Puschk. (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten normal; der Vorhof höher und breiter als der Hinterhof [1]).

Centaurea verbascifolia Vahl. (Palermo). Unterseite. Normal.

Cichorieae.

Mulgedium cacaliaefolium DC. (Dorpat). Unterseite. Trichterförmiger Typus (Taf. XXXI, Fig. 85).

Sonchus palustris L. (Dorpat). Spaltöffnungen auf beiden Blattseiten in Vertiefungen, normal.

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß der neue, von mir beschriebene Typus der Spaltöffnungen bei den Dikotylen-Pflanzen nicht so selten vorkommt. Außer den *Saxifragaceae, Cunoniaceae* und *Platanaceae* wurden solche trichterförmige Spaltöffnungen bei *Rosaceae* (*Crataegus pinnatifida*), *Celastraceae* und bei vielen Vertretern der Familie *Compositae* gefunden.

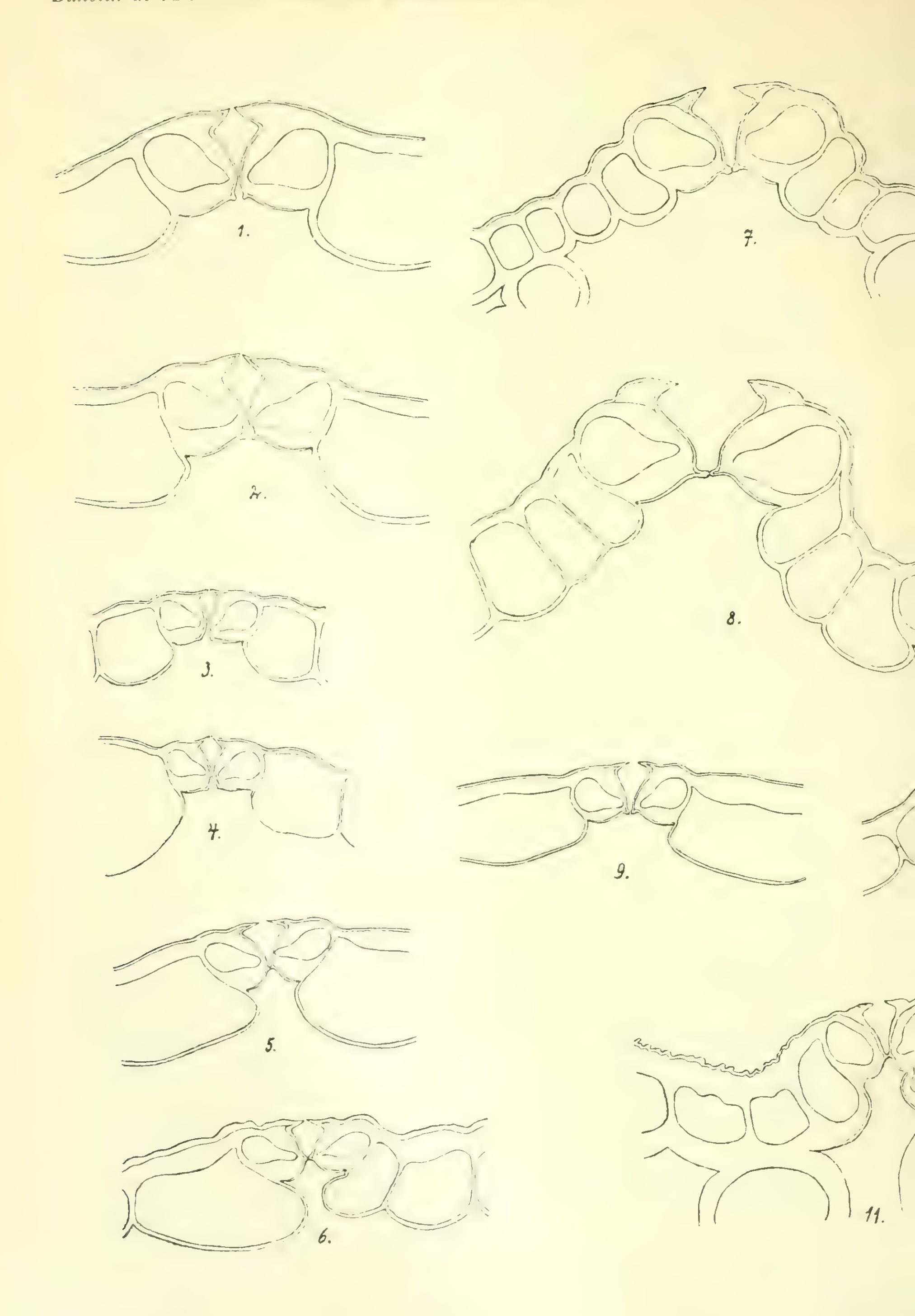
Besonders interessant ist die Unterfamilie *Senecioneae*, wo wir drei Typen von Spaltöffnungen nebeneinander finden: den Schwimmblatttypus, den normalen und den trichterförmigen, wie auch Übergänge zwischen allen drei. So bilden z. B. die Spaltöffnungen von *Ligularia clivorum* und *Doronicum austriacum* einen Übergang zwischen dem normalen und dem Schwimmblatttypus; die von *Arnica sachalinensis* zwischen dem trichterförmigen und dem Schwimmblatttypus; bei vielen *Senecio*-Arten finden wir Übergänge

[1]) Dasselbe konstatierte auch J. Briquet. Monographie des Centaurées des Alpes Maritimes, Bâle-Genève, 1902, S. 18.

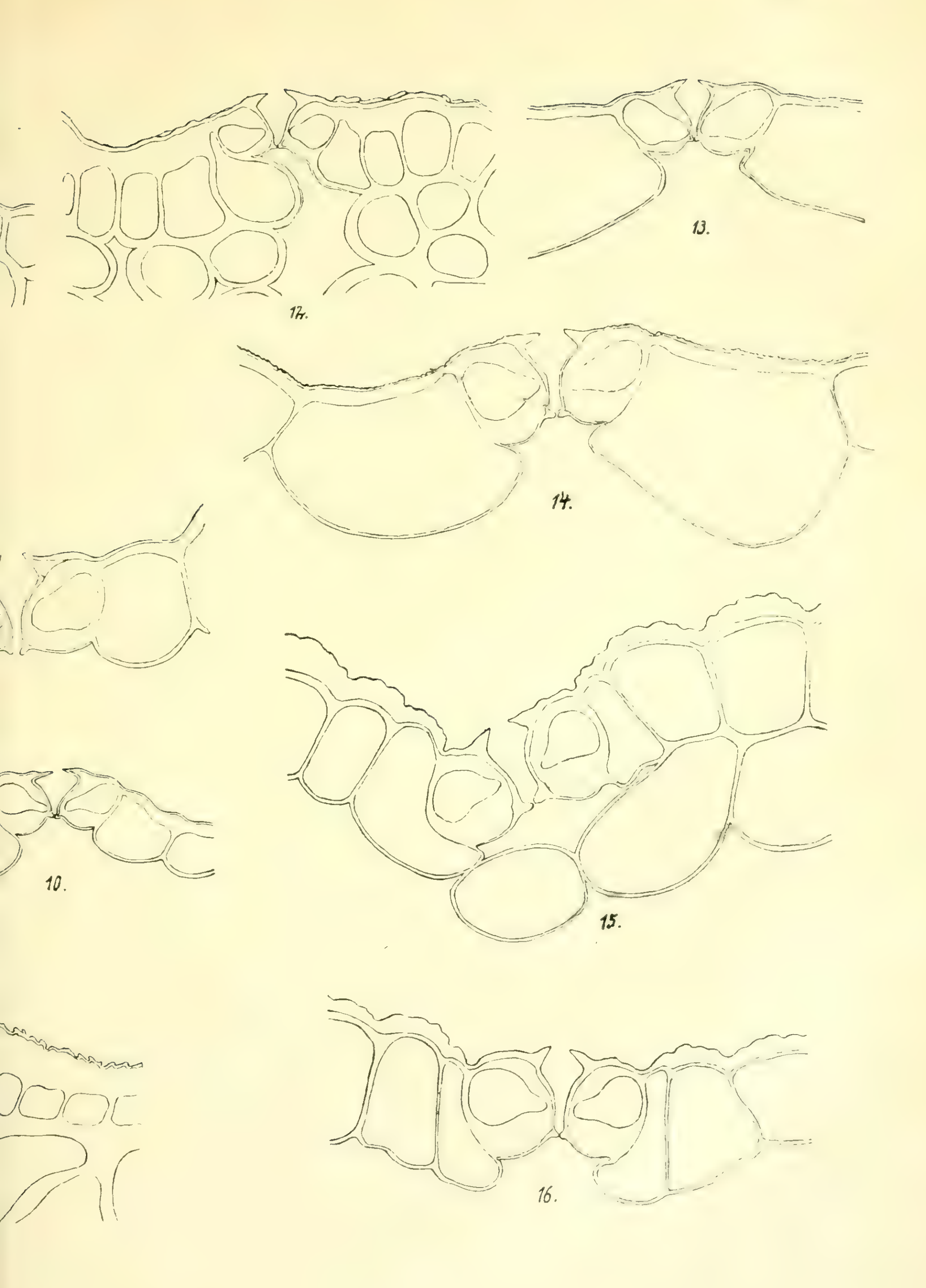
zwischen dem normalen und dem trichterförmigen Typus. Bei den Vertretern einer und derselben Gattung finden wir verschiedene Typen von Spaltöffnungen z. B. bei *Senecio* oder *Ligularia*. Interessant ist in dieser Hinsicht die Gattung *Helichrysum*, denn bei *Helichrysum rupestre* und *Helichrysum lanatum* findet man scharf ausgeprägte trichterförmige Spaltöffnungen, *Helichrysum orientale* besitzt dagegen eigentümliche Spaltöffnungen, die dem Schwimmblatttypus nahe stehen.

Das Vorhandensein der beiden genannten Typen der Spaltöffnungen bei einer und derselben Gattung sowie Übergänge zwischen ihnen zeigen uns, daß man diese beiden Metamorphosen der normalen Spaltöffnung auf gleiche Stufe der Differenzierung stellen kann. Meine Untersuchungen über die Entstehung des trichterförmigen Typus zeigten, daß solche Spaltöffnungen nur für alte Blätter charakteristisch sind, während Blätter in jungen Stadien nur normale Spaltöffnungen besitzen. Dasselbe gilt auch für den Schwimmblatttypus. Deshalb kann man den so genannten normalen Spaltöffnungstypus als den einfachsten und primitivsten für alle Dikotylen annehmen. Besonders auffallend ist die Übereinstimmung im Bau des Spaltöffnungsapparates bei den Keimblättern der Pflanzen in verschiedenen Familien, wie das Dr. O. Porsch gezeigt hat. „In allen Fällen", sagt er[1], „handelt es sich im großen und ganzen immer wieder um den gewöhnlichen Normaltypus, um Schließzellen mit Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof bei normalem Verlauf der Kutinisierung und der allbekannten Querschnittsform, welche in den Elementarlehrbüchern immer als Paradigma des Spaltöffnungsapparates figuriert". Die überraschende Konvergenz im Bau des Spaltöffnungsapparates der Keimblätter bei den Vertretern der verschiedensten Verwandtschaftskreise findet nach Dr. O. Porsch ihre Erklärung in der Anpassung an die im großen und ganzen gleichförmigen, auf denselben einwirkenden äußeren Faktoren, sowie in der Leistungsfähigkeit dieses Typus bei relativ geringem Aufwande an Bildungsmaterial und an Differenzierungsvermögen. Die anatomische Einförmigkeit steht übrigens auch in vollem Einklange mit der grobmorphologischen Einförmigkeit dieses Organs, das in der Wertigkeit seiner Merkmale in erster Linie

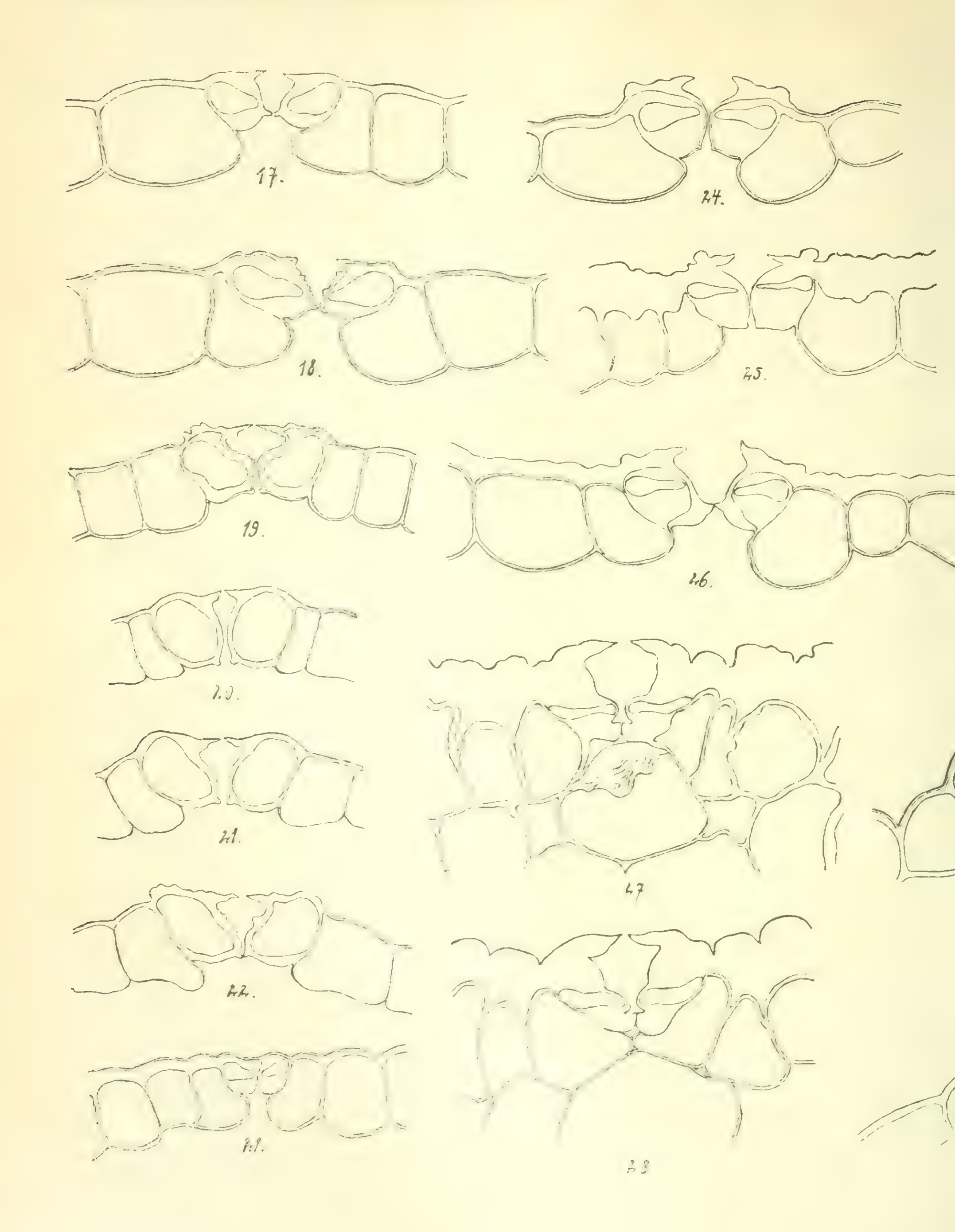
[1]) Dr. O. Porsch. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena. 1905. S. 93.



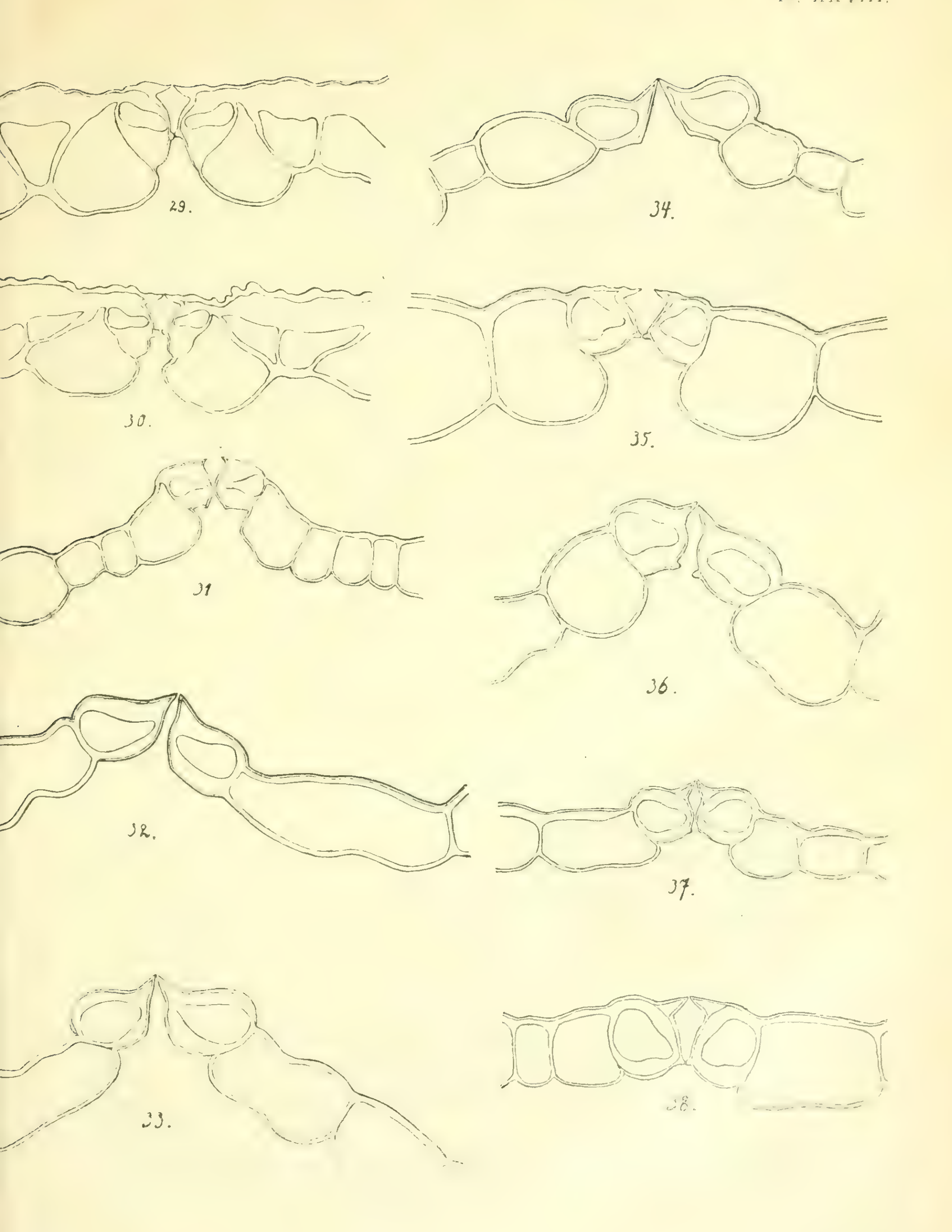
B. Hryniewiecki.



12.
13.
14.
10.
15.
16.



B. Hryniewiecki.


29.
30.
31
32.
33.
34.
35.
36.
37.

mit dem Maßstabe der Anforderung der Gegenwart gemessen werden muß.

Die Blätter vieler Dikotylen sind hinsichtlich des Baues des Spaltöffnungsapparates auf dieser niedrigsten Stufe der Entwicklung, auf der Stufe der Keimblätter, stehen geblieben. Es ist z. B. interessant, daß alle fleischigen Blätter, welche an Keimblätter erinnern, immer den Normaltypus der Spaltöffnungen besitzen. Bei den Crassulaceen finden wir trotz ihrer nahen Verwandtschaft mit den Saxifragaceen nur normale Spaltöffnungen. Im Bereich der Familie der Saxifragaceen, wo der trichterförmige Typus der Spaltöffnungen so verbreitet ist, scheint die Gattung *Saxifraga*, welche fleischige Blätter besitzt, eine Ausnahme zu sein; wir finden nur in der Sektion *Boraphila* dieser Gattung eine Tendenz, trichterförmige Spaltöffnungen zu bilden, aber alle Vertreter dieser Sektion besitzen schon viel breitere und mehr differenzierte Blätter. Es stimmt auch mit dieser Regel, daß so wenig differenzierte Blätter, wie z. B. bei *Zahlbrucknera paradoxa* oder *Parnassia*- und *Chrysosplenium*-Arten auch normale Spaltöffnungen besitzen. Dasselbe kann man über die Blätter von *Senecio*-Arten sagen; bei Arten mit fleischigen Blättern ist der Normaltypus des Spaltöffnungsapparates vertreten, solche mit mehr lederartigen Blättern haben trichterförmige Spaltöffnungen.

Dieser primitive oder normale Typus kann bei weiterer Differenzierung des Blattes zwei Hauptmetamorphosen ergeben: 1) den Schwimmblatttypus, 2) den trichterförmigen Typus, abgesehen von der Differenzierung, die mit der Erhebung oder Einsenkung der Schließzellen verbunden ist. Beim ersten Typus sind die Vorhofleisten mächtig entwickelt und legen sich mit ihrer sehr scharfen Kante aneinander. Der Verschluß des Apparates wird also bloß oder wenigstens vorwiegend durch Schließung der Eisodialöffnung bewirkt. Hinterhofleisten werden stark rückgebildet und oft bloß in Form einer zarten Kante angedeutet.

Ganz anders sind die Verhältnisse beim trichterförmigen Typus. Hier wird der Verschluß des Apparates vorwiegend durch die mächtig entwickelten Hinterhofleisten bewirkt. Vorhofleisten werden nicht so stark entwickelt und spielen fast keine Rolle in der Schließung des Apparates.

Welche äußere und innere Bedingungen die Erscheinung bald dieses, bald jenes Typus bewirken, bleibt noch zu untersuchen.

Erklärung der Tafeln XXVII—XXXI.

Sämtliche Figuren stellen Querschnitte von Spaltöffnungen bei gleicher Vergrößerung dar. Mikroskop C. Reichert, Obj. 9, Okul. 4.

Tafel XXVII.

1, 2. *Saxifraga Forbesii* Vasey. 1: Blattunterseite; 2: Blattoberseite.

3, 4. *Saxifraga stellaris* L. 3: Unterseite; 4: Oberseite.

5. *Ribes integrifolium* Phil. Unterseite.

6. *Ribes laurifolium* Jancz. Unterseite.

7. *Rodgersia tabularis* (Hemsley) Kom. Stengel.

8. " " " " Blattstiel.

9, 10, 11. *Boykinia rotundifolia* Parry. 9: Blattoberseite; 10: Blattunterseite; 11: Stengel.

12, 13. *Francoa appendiculata* Cav. 12: Stengel; 13: Blattunterseite.

14, 15, 16. *Philadelphus coronarius* L. 14: Kronenblätter; 15, 16: Kelchblätter.

Tafel XXVIII.

17. *Philadelphus coronarius* L. Junges Blatt. Unterseite.

18—22. *Platanus occidentalis* L. 18: altes Blatt; 19: junges Blatt.

23. *Acer platanoides* L. Unterseite.

24. *Crataegus coccinea* L. Unterseite.

25. *Raphiolepis indica* (L.) Lindl. Unterseite.

26. *Crataegus pinnatifida* Bnge. Unterseite.

27, 28. *Meryta Denhamii* Seem. Unterseite.

29. *Elaeodendron glaucum* Pers. Unterseite.

30. *Elaeodendron capense* Eckl. et Zey. Unterseite.

31. *Wigandia caracassana* H. B. K. Unterseite.

32. *Petasites niveus* Baumg. Unterseite.

33. *Tussilago farfara* L. Unterseite.

34. *Petasites albus* (L.) Gärtn. Unterseite.

35. *Doronicum caucasicum* MB. Unterseite.

36, 37. *Doronicum austriacum* Jacq. Unterseite.

38. *Homogyne alpina* Cass. Unterseite.

Tafel XXIX.

39, 40. *Arnica sachalinensis* A. Gray. 39: Unterseite; 40: Oberseite.

41, 42. *Ligularia clivorum* Maxim. Unterseite.

43, 44. *Ligularia Kämpferi* (DC.) Sieb. et Zucc. Unterseite.

45. *Ligularia speciosa* Fisch. et Mey. Unterseite.

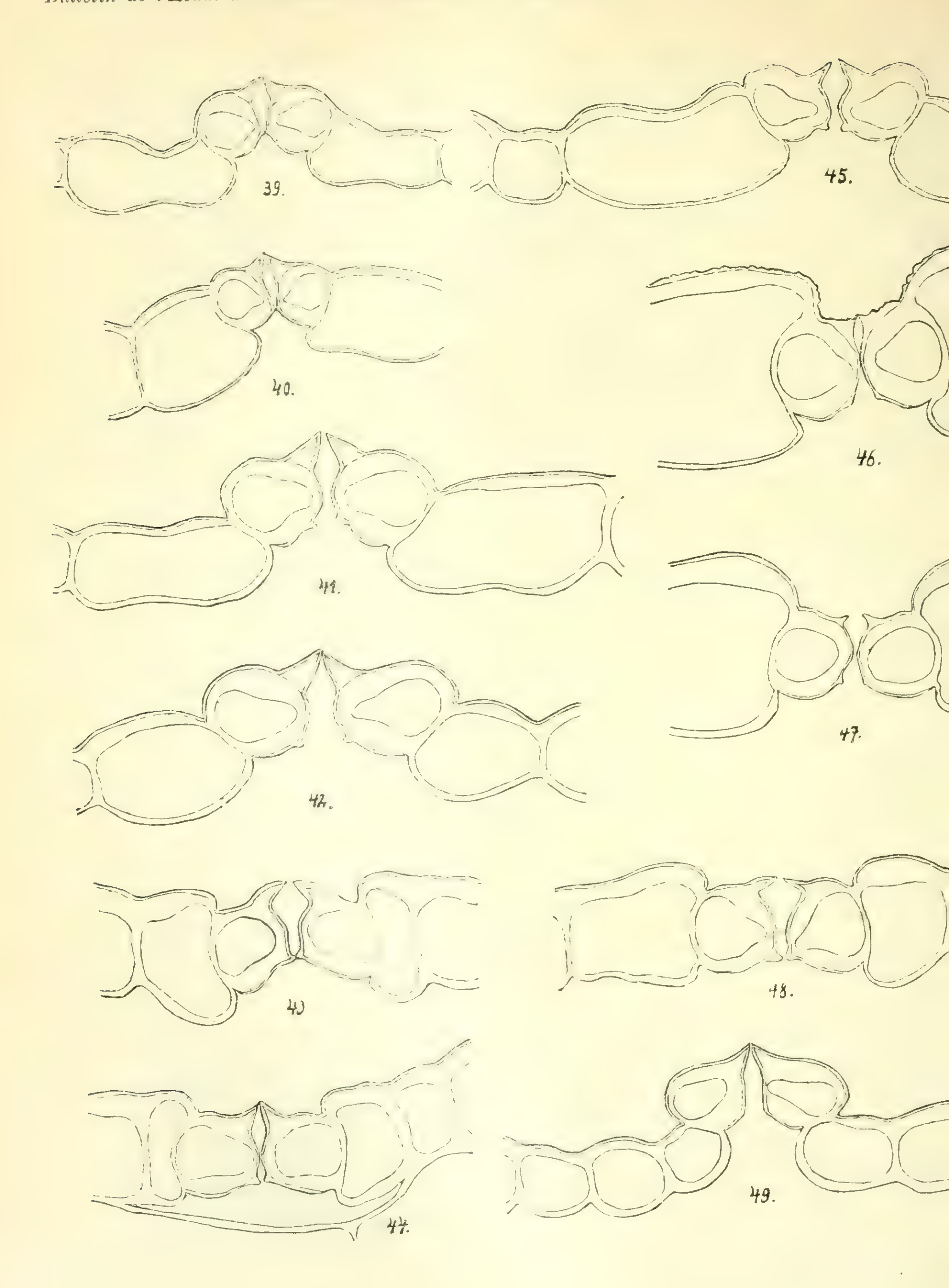
46, 47. *Ligularia macrophylla* DC. 46: Oberseite; 47: Unterseite.

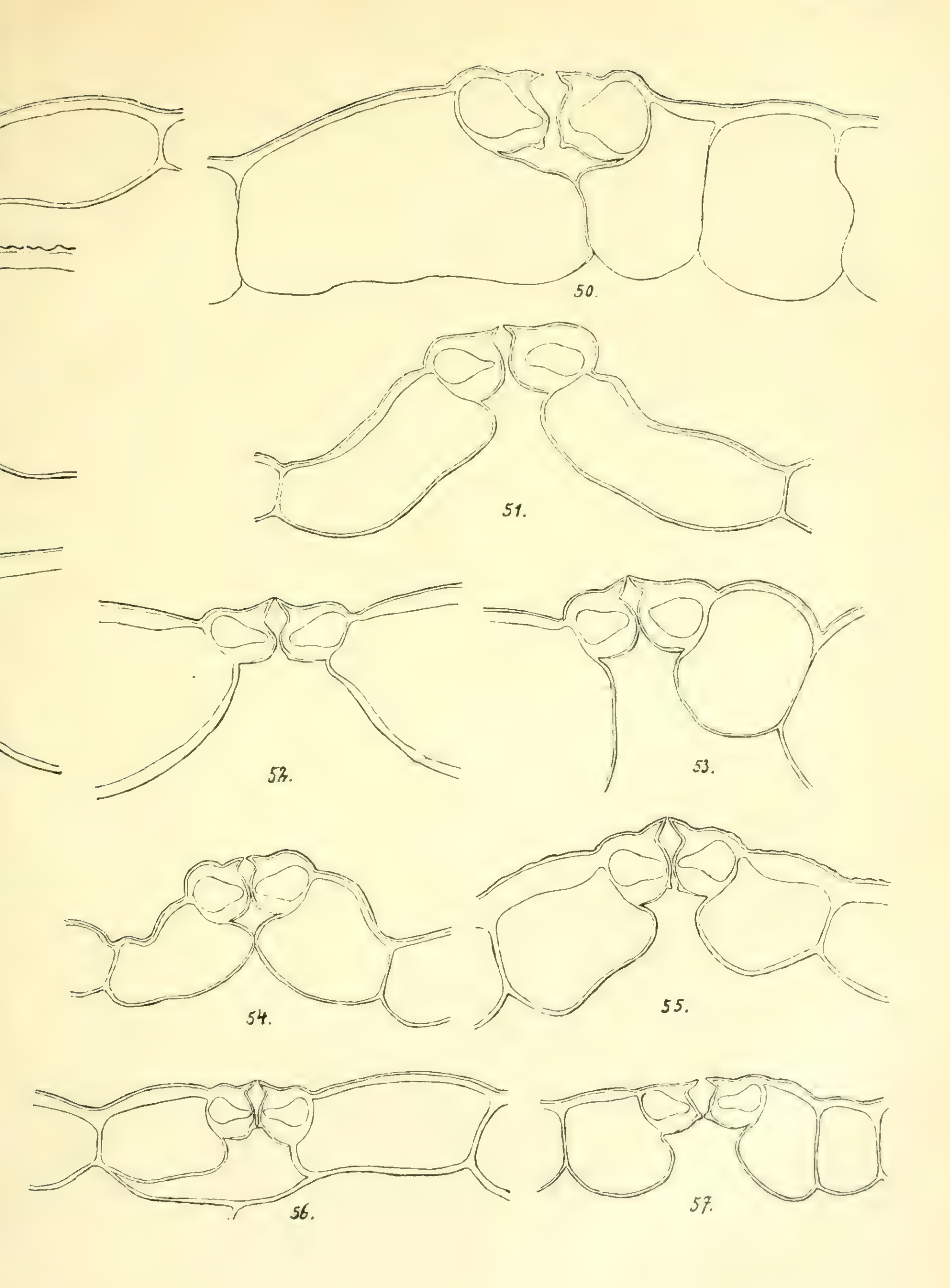
48. *Ligularia japonica* (Thunb.) Less. Unterseite.

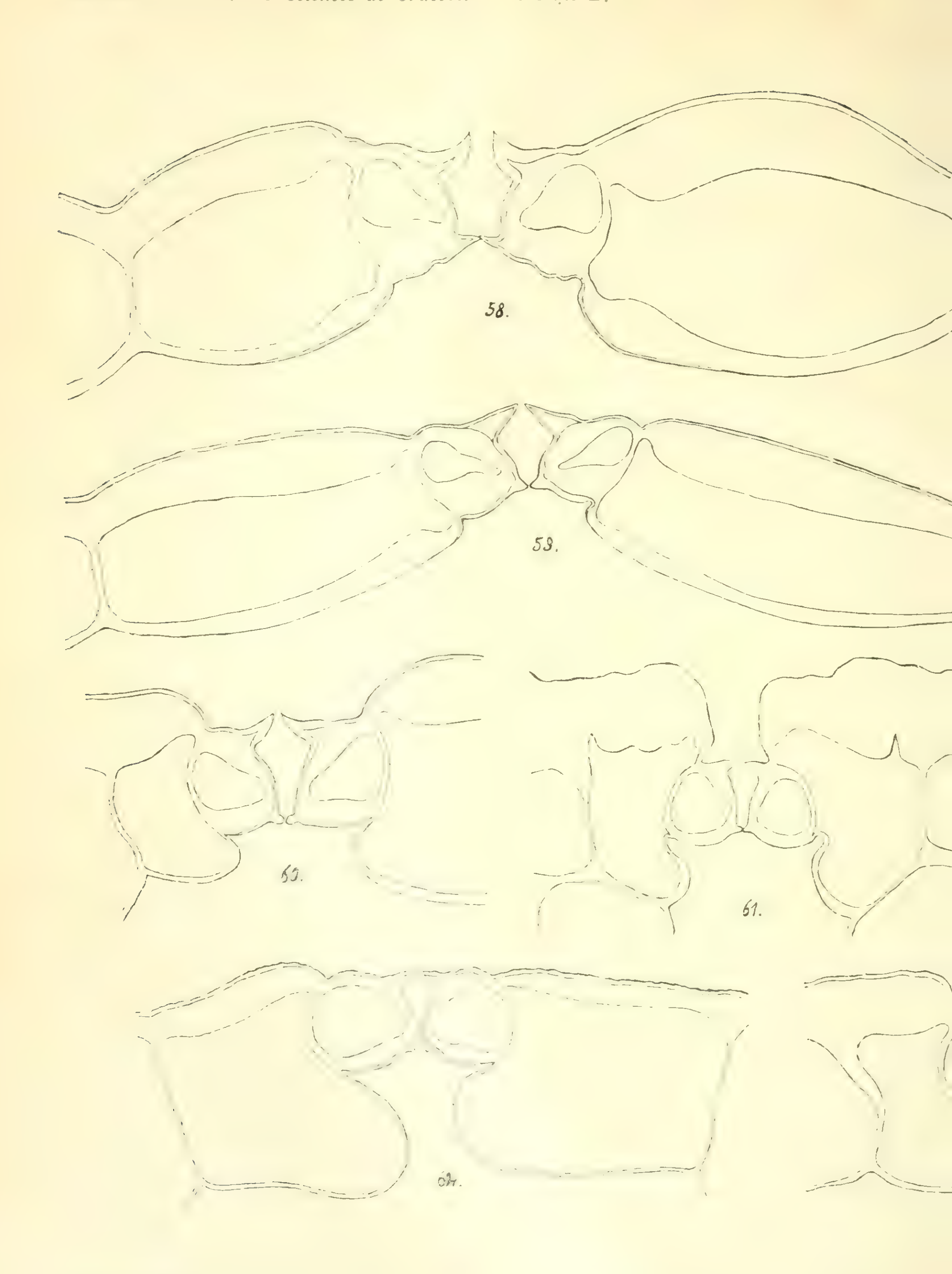
49. *Senecio Petasites* DC. Unterseite.

50. *Senecio subscandens* Hochst. Unterseite.

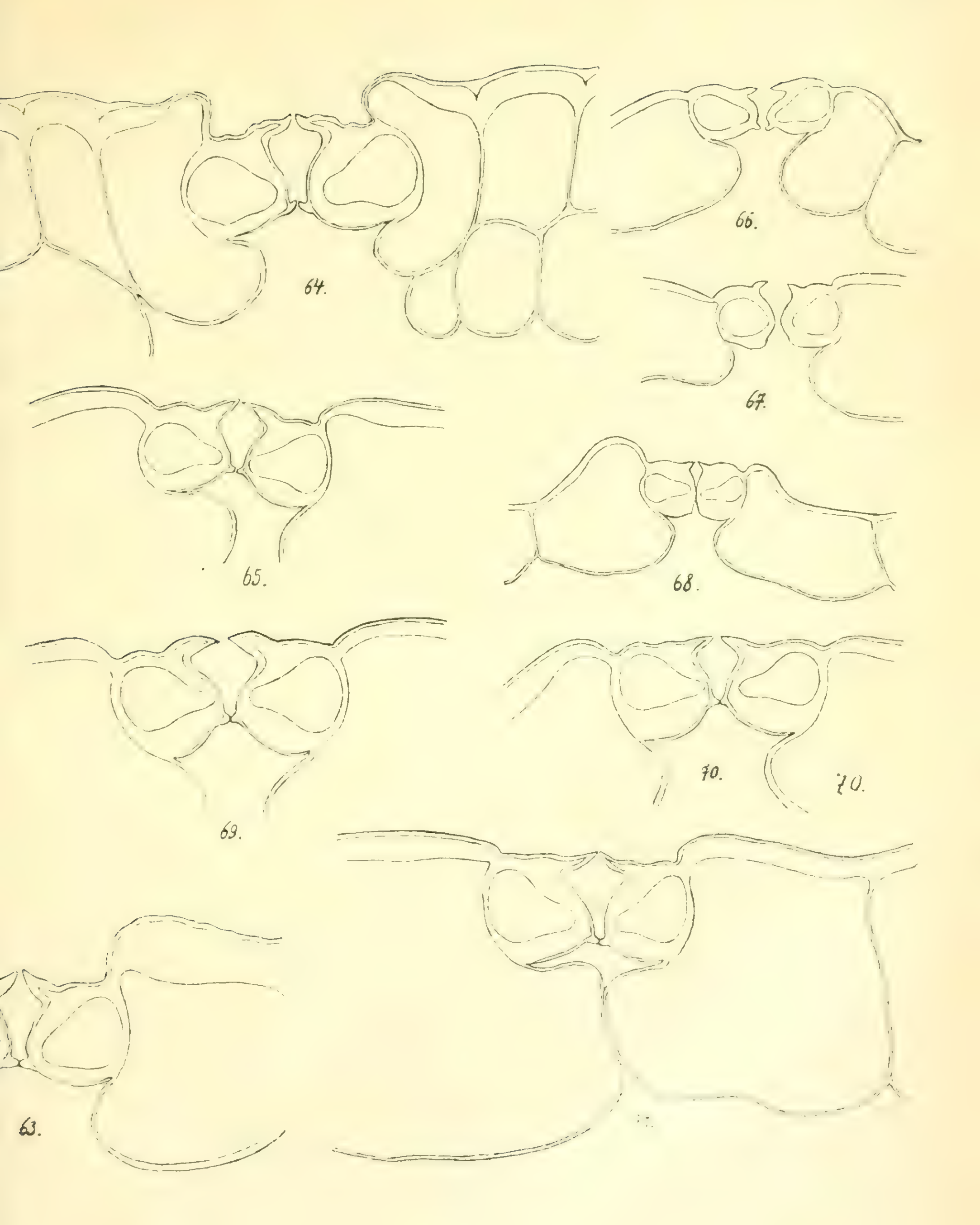
51. *Senecio pandurifolius* C. Koch. Unterseite.

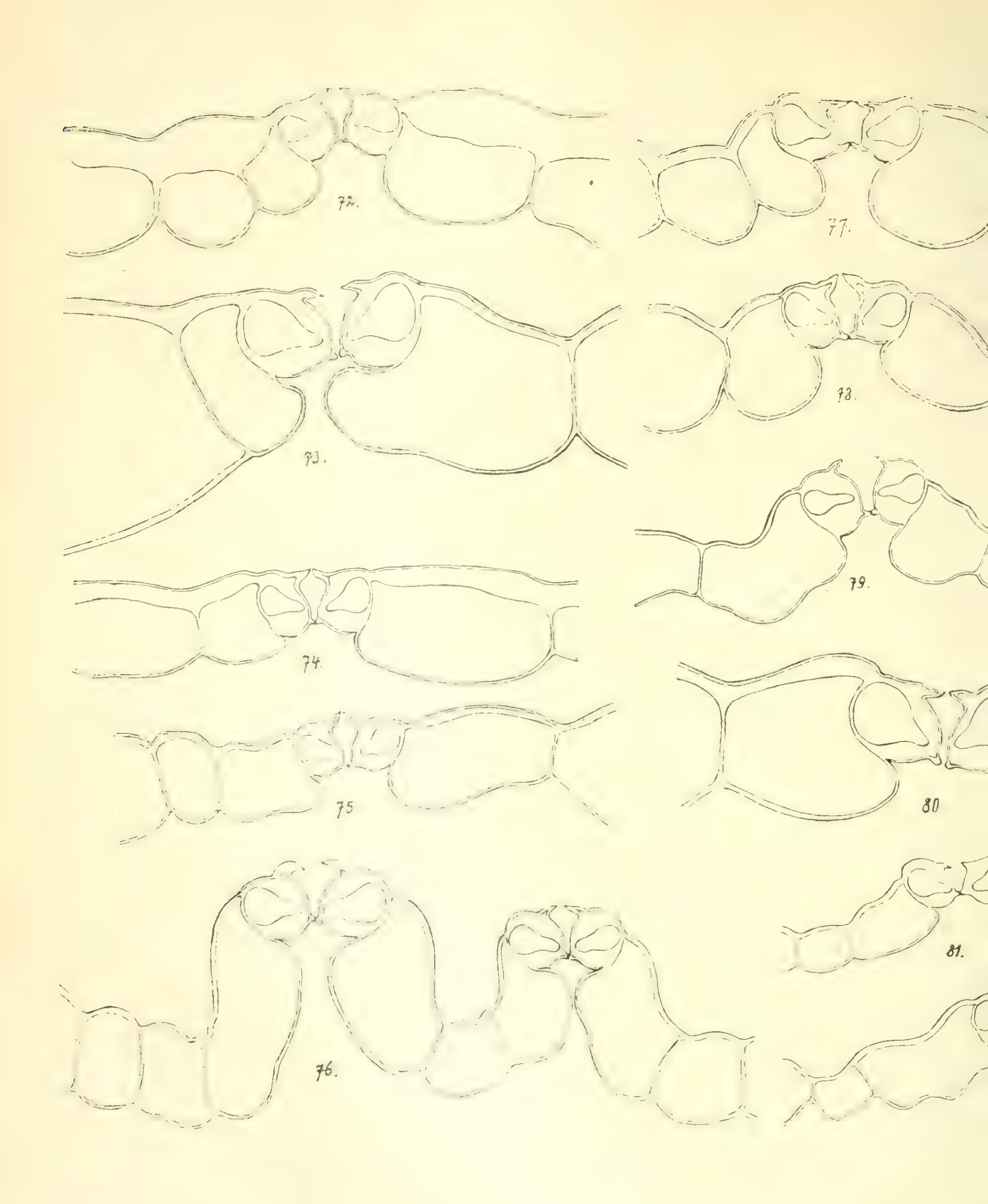

39.
40.
41.
42.
43
44.
45.
46.
47.
48.
49.


50.
51.
52.
53.
54.
55.
56.
57.

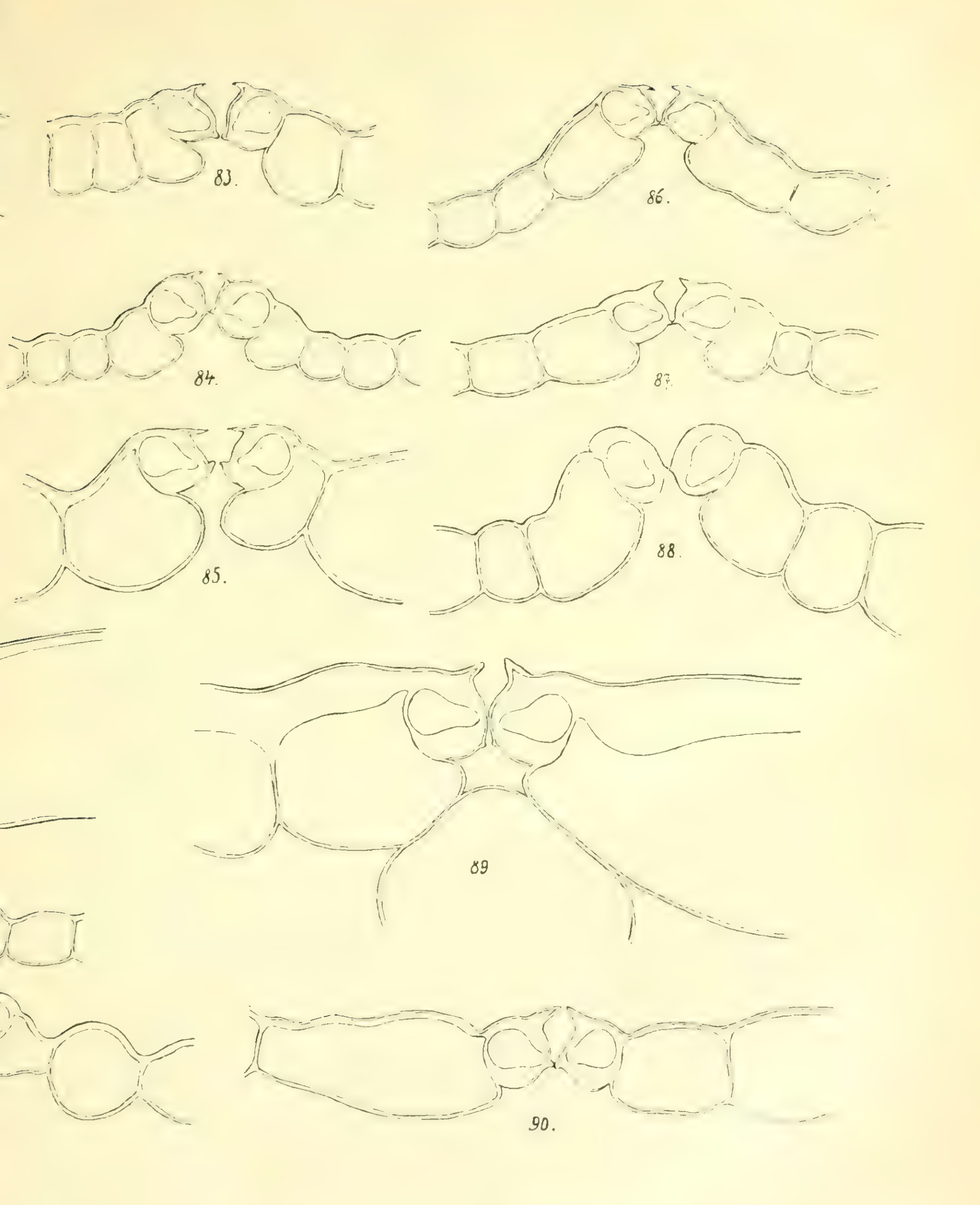


B. Hryniewiecki.


64.
66.
67.
65.
68.
69.
70.
70.
63.



B. Hryniewiecki.


83.
84.
85.
86.
87.
88.
89
90.

52, 53. *Senecio vulgaris* L. 52: Oberseite; 53: Unterseite.
54. *Senecio aureus* C. Sm. Unterseite.
55. *Senecio suaveolens* Ell. Unterseite.
56. *Senecio grandifolius* Less. Unterseite.
57. *Senecio mikanioides* Otto. Unterseite.

Tafel XXX.

58, 59. *Senecio sarracenicus* L. 58: Oberseite: 59: Unterseite.
60, 63. *Senecio antheuphorbium* (L.) Hook. fil. 60: Oberseite; 63: Unterseite.
61. 67. *Senecio articulatus* Sch. Bip. 61: Stengel. 67: Blatt.
62. *Senecio kleinia* Less. Blatt.
64. *Senecio succulentus* Sch. Bip. Blatt.
65, 71. *Senecio odorus* Sch. Bip. 65: Unterseite; 71: Oberseite.
66. *Senecio candidus* DC. Unterseite.
68. *Senecio bicolor* Tod. Unterseite.
69, 70. *Senecio kleinioides* Oliver et Hiern. 69: Oberseite; 70: Unterseite.

Tafel XXXI.

72. *Psiadia glutinosa* Jacq. Unterseite.
73. 80. *Dahlia variabilis* (W.) Desf. 73: Unterseite; 80: Oberseite.
74 *Telekia cordifolia* DC. Unterseite.
75. *Humea elegans* Sm. Unterseite.
76. *Helichrysum rupestre* DC. Unterseite.
77. *Silphium perfoliatum* L. Unterseite.
78. *Eupatorium ianthinum* Hemsl. Unterseite.
79. *Tarchonanthus camphoratus* L. Unterseite.
81. *Podachaenium eminens* (Lag.) Sch. Bip. Unterseite.
82. *Helichrysum lanatum* DC. Unterseite.
83. *Eupatorium aromaticum* L. Unterseite.
84. *Pluchea Dioscoridis* (L.) DC. Unterseite.
85. *Mulgedium cacaliaefolium* DC. Unterseite.
86. *Inula Helenium* L. Unterseite.
87. *Telekia speciosa* Baumg. Unterseite.
88. *Helichrysum orientale* Gärtn. Unterseite.
89. *Senecio hadiensis* Forsk. Unterseite.
90. *Eupatorium album* L. Unterseite.

Zjawiska redukcyjne w gruczole białkowym ślimaków.— Reduktionserscheinungen in der Eiweißdrüse der Schnekken.

Note préliminaire

de M[lle] **MARIE KRAHELSKA,**

présentée par M. E. Godlewski (fils) m. c. dans la séance du 3 Juin 1912.

(Planche XXXII).

Im Laufe meiner Untersuchungen über Reduktionserscheinungen, welche durch Hunger und Winterschlaf im histologischen Bau der Schnecken hervorgerufen werden, fiel mir die Eiweißdrüse dieser Tiere wegen ihrer hohen Reduktionsfähigkeit auf. Bei näherer Untersuchung stellte sich heraus, daß hier die Inanition von Erscheinungen begleitet wird, die nicht ohne Interesse für die Drüsencytologie sein dürften.

Die Eiweißdrüse gehört zu den akzessorischen Drüsen der kompliziert gebauten Ausführgänge der Zwitterdrüse, liegt an der Übergangsstelle von dem Zwitterkanälchen in den breiten Spermovidukt und stellt entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlich nur eine direkte Fortsetzung desselben dar (Paravicini). Der Leitungskanal, welcher die Eiweißdrüse der Länge nach bis zur obersten Spitze durchzieht, geht unmittelbar in den weiblichen Teil des Spermoviduktes über. Die Histologie dieser Drüse wurde nicht eingehender bearbeitet. Für *Helix pomatia*, um welche es sich hier hauptsächlich handelt, gibt es nur drei kurze Notizen von Cavalié und Cavalié & Beylot. Deswegen mußte vor allem der normale histologische Bau erforscht werden. Erst auf Grund der Kenntnis des normalen Baues konnte die Gestaltung der Reduktion untersucht werden, und zwar kamen einerseits Reduktionsphasen in Betracht, welche im Leben der Schnecken alljährlich normalerweise eintreten, nämlich der Winterschlaf und die Zeit der Eier-

ablage, anderseits die künstlich, durch Karenzeinfluß, hervorgerufene Inanition. Der Einfluß des Hungers wurde entweder allein oder in Verbindung mit gesteigerter Temperatur verwendet.

I. Normaler Bau.

Die Beobachtungen betreffen *Helix pomatia* und *Helix arbustorum.* Die Artunterschiede im histologischen Bau der Eiweißdrüse sind hier nur quantitativ: es sind die Zellen bei *Helix arbustorum* etwas größer als bei *Helix pomatia.* Deswegen gilt die hier an Hand einiger Präparate von *Helix arbustorum* gegebene Schilderung ohne weiteres auch für *Helix pomatia.* Es kommen geschlechtsreife Tiere in Betracht, die im Mai oder Juni getötet wurden, also zur Zeit, wo sie sich nach dem Winterschlaf erholt haben und noch nicht in die Periode der Eiablage eingetreten sind.

In den Sammelkanal, der die Drüse in ihrer ganzen Länge durchzieht, münden zahlreiche Seitentubuli, die vielfach geschlängelt und zusammengedrückt kompaktes Gewebe bilden, an welchem der ursprünglich tubulöse Bau kaum zu erkennen ist.

An dem Aufbau der Drüse beteiligen sich das Drüsenepithel und Drüsenparenchym.

Das Drüsenepithel ist einschichtig, homozellulär; die Zellen sind typische Eiweißzellen (gewöhnlich auch *Serocyten* im Gegensatz zu den *Mucocyten* oder Schleimzellen bezeichnet). Merkwürdigerweise liegt ihnen in allen Tubuli eine dünne Schicht auf, die zwar einer Differenzierung in Zellterritorien entbehrt, aber wegen ihrer zahlreichen Kerne nicht als strukturlose (amorphe) Membran bezeichnet werden darf. Die Kerne sind denjenigen des Drüsenparenchyms ähnlich; von den Drüsenkernen unterscheiden sie sich durch geringere Größe und Chromatinarmut. Cavalié und Beylot bemerkten schon, daß die Sekretzellen vom Lumen der Tubuli durch Elemente getrennt sein können, die sie „cellules centrotubuleuses" nannten. Da ich hier keine individualisierten Zellen finde, kann ich dieser Schicht nur syncytielle Natur zuschreiben und sie, um den Cavalié-Beylot'schen Ausdruck zu behalten, als centrotubulöses Syncytium bezeichnen. Seine Genese und Bedeutung sind mir vollkommen unklar.

Die bläschenförmigen Drüsenkerne, spärliches, intaktes Drüsenplasma von grobkörnigem Bau und amphichromatischer Färbungs-

weise[1]) und ein feines plasmatisches Wabenwerk mit großen Sekretkörnchen innerhalb der Wabenräume entsprechen dem sich auf Serocyten von sehr verschiedener physiologischer Bedeutung beziehenden Strukturtypus. In der Figur 1 (Taf. XXXII) ist eine solche mit Sekretkörnchen gefüllte Eiweißzelle, samt dem zugehörigen Teil des centrotubulösen Syncytiums dargestellt. Was die Drüsenzellen in der Eiweißdrüse geschlechtsreifer Schnecken besonders charakterisiert, ist der zusammengesetzte Bau der Drüsengranula. Sie scheinen zu dem von M. Heidenhain für die Beckendrüse den Tritonen geschilderten Typus zu gehören. Jedes reife Granulum, ein s. g. Halbmondkörperchen (Fig. 2 *hmk*) besteht aus einer dunkel amphichromatischen Schale (der Heidenhain'schen Kapuze) (Taf. XXXII Fig. 2 *K*) und einer von der Schale zum Teil umfaßten oxychromatischen Kugel (dem Träger) (Fig. 2 *T*). Es entwickelt sich aus einem winzigen, homogen basichromatisch gefärbten Primär-Granulum (Fig. 2*pg*) in einer Weise, welche dem von Heidenhain für diese Granula gegebenen Entwicklungsschema gut entspricht. Das Wesentliche bildet dabei die Tatsache, daß sich die Granula als wachstums- und entwicklungsfähige Gebilde verhalten, daß diese Fähigkeit offenbar der dunklen (basophilen) Substanz der Primärgranula inhärent ist und daß sich damit ein ausgewachsenes Granulum aus einem aktiven, zu weiteren Umgestaltungen fähigen Teil (der Kapuze) und einer passiven Eiweißmasse (dem Träger) zusammensetzt. Es scheint

[1]) Es werden hier stets drei Färbungsweisen unterschieden, die ich als basi-, amphi- und oxychromatisch bezeichne. Basichromatisch nenne ich die Körper, die sich nur mit basischen Farbstoffen (also bei Hämatoxylin D-Eosin tiefblau, bei Anwendung der Biondi'schen Methode grün) färben. Dies Verhalten ist bekanntlich für das Chromatin der Chromosomen und der Karyosomen oder das Basichromatin charakteristisch. Oxychromatische Färbung erhalten wir mit sauren Farbstoffen (Eosin, Säurefuchsin in den hier gebrauchten Färbungsmethoden). Oxychromatisch pflegt sich die cytoplasmatische Substanz, wo sie mit Chromatin nicht imprägniert ist, zu färben. Amphichromatisch endlich nenne ich diejenigen Substanzen oder Körper, die eine Affinität sowohl zu basischen als zu sauren Farbstoffen besitzen und infolgedessen bei Färbung mit Hämatoxylin-Eosin violett oder rot-violett gefärbt erscheinen. Dieses Verhalten charakterisiert die echten Nukleolen (Plasmosomen) und allerlei chromatische Differenzierungen im Plasma, die ich unter dem Namen der Chromatoplasten zusammenfasse. Natürlich können für jedes dieser Gebilde die Nuancen sehr verschieden sein. Die beiden ersten Ausdrücke stammen von M. Heidenhain, die Bezeichnung der „Amphichromatie" wurde von französischen Cytologen eingeführt.

also die Ansicht berechtigt zu sein, die Drüsengranula der Eiweißdrüse als primitive Individualitäten (Idioplassomen im Sinne von Roux oder Altmann'sche Bioblasten) aufzufassen.

Das intertubulöse Drüsenparenchym ist schwach entwikkelt, enthält nur spärliche und meist leere hämolymphatische Räume; die *Membrana propria* ist kaum zu unterscheiden.

Die geschilderten Verhältnisse wurden bei ausgewachsenen, geschlechtsreifen Tieren gefunden. Ich verfüge nicht über ein zur genauen Schilderung der histogenetischen Entwicklung nötiges Material. Die Untersuchung der Eiweißdrüse einiger junger Schnecken zeigte immerhin, daß der geschilderte definitive Zustand ziemlich spät zur Entwicklung gelangt.

Bei zwei kleinen Exemplaren von *Helix arbustorum* und einer jungen, 5 g wiegenden Weinbergschnecke fand ich die Eiweißdrüse im Zustande einer undifferenzierten Embryonalanlage. Die Zellgrenzen fehlen hier vollständig, in dem dichten, feinkörnigen plasmatischen Syncytium liegen zahlreiche Kerne, die schon deutlich zwei Typen erkennen lassen: kleine chromatinarme Kerne, welche dem Parenchymtypus, und größere, bläschenförmige, die dem Drüsenkerntypus entsprechen.

In etwas späteren Stadien (Taf. XXXII, Fig. 3), bei einer Weinbergschnecke von 11 g Gewicht, ist die Gliederung in Drüsenepithel und Parenchym durchgeführt, ähnlich wie die Abgrenzung der Zellen. Die Drüsentubuli sind schon mit centrotubulösem Syncytium ausgekleidet. Die Größe der Zellen ist von den Werten, welche sie bei erwachsenen Tieren erreicht, weit entfernt, es beträgt nämlich hier die Fläche der Querschnitte der Zellen bei zirka 1000-facher Vergrößerung 11·00 mm², bei erwachsenen Tieren 51·09 mm² (Vergl. Tabelle I). Umgekehrt sind die Kerne etwas größer, als es im definitiven Zustande der Fall war; das Durchschnittsmaß der Querschnittsflächen der ersteren beträgt 3·64, der letzteren nur 2·19 mm². (Tab. I). (Sieh S. 610).

Die Differenzierung der Sekretgranula hat nun eingesetzt, d. h. die funktionelle Tätigkeit der Drüse beginnt, bevor noch das Wachstum abgeschlossen wurde. Die Drüsengranula sind kleiner, lassen den zusammengesetzten Bau noch nicht erkennen. Zur Zeit dieser beginnenden Sekretbildung, d. h. der funktionellen Differenzierung, findet man im Drüsenepithel zahlreiche Bilder amitotischer Teilung (Taf. XXXII, Fig 4). Es handelt sich dabei stets um denjenigen Ami-

TABELLE I.

Bezeichnung des Materials	Durchschnittswert der Querschnittsflächen der Zellen in mm²[1])	Durchschnittswert der Kerne in mm²[1])	Durchschnittswert der Zelleibor in mm²[1])	Verhältnis des Kern- zu dem Plasmavolumen k/p
Eiweißdrüse junger Schnecken . .	11·00	3·64	7·36	0·49
Drüse erwachsener Tiere unter normalen Verhältnissen	51·09	2·19	48·90	0·045
Nach fünfmonatlicher Karenz in normaler Temperatur	3·99	2·03	1·96	1·035
Nach dreiwöchiger Karenz in 33° C.	4·03	1·81	2·22	0·819

tosentypus, der als durch Nukleolenteilung eingeleitete Amitose bezeichnet wurde.

II. Physiologische Degeneration der Eiweißdrüse zur Zeit der Eiablage.

Das Sekret sammelt sich in oberen Zellpartieen, diese dehnen sich stark aus, wodurch die Zelle von der normalen breit zylindrischen Gestalt in eine keulenförmige übergeht. Der keulenförmig erweiterte Teil schnürt sich nun bei der Entleerung ab und fällt mit den Sekretmassen und dem centrotubulösen Syncytium in das Lumen der Tubuli. Die meisten Tubuli sind von solchem Detritus, in dem man noch Zellkerne deutlich unterscheiden kann, vollgestopft.

Wo vom Drüsenplasma noch genug übrig geblieben ist, scheint bald eine Rekonstruktion zu erfolgen. Tubuli mit derart umgestalteten, plattkubischen Epithelien, in welchen die Zellen sekretleer, dagegen verhältnismäßig plasmareich sind, finden wir in diesen Präparaten häufig. Nicht selten scheinen aber auch die erschöpften Drüsentubuli vollständig zu degenerieren. Die Entleerung ist mit Verlust an lebendigem Drüsenplasma verbunden, demnach darf die Drüse dem Ranvier'schen holokrinen Drüsentypus zugerechnet werden.

Noch vor der Entleerung fließen die Granula zu strukturlosen, hell amphichromatisch gefärbten Klumpen zusammen. Die Zellkerne

[1]) Die Messungen wurden an Zeichnungen ausgeführt, welche der 1000-fachen Vergrößerung entsprechen.

erfahren zu dieser Zeit eine auffallende Vergrößerung (Taf. XXXII, Fig. 5), ähnlich wie ihr Plasmakörper; dagegen nimmt das chromatische Gerüst an Färbbarkeit ab. Erst in vollständig erschöpften Zellen färbt es sich wieder stärker und wird dichter.

In sehr starkem Grade zeigt sich das Drüsenparenchym von dem funktionellen Reize beeinflußt. Die hämolymphatischen Lakunen strotzen von Lymphkörperchen, in ihrer Umgebung sowie auch subepithelial entstehen im Drüsenparenchym Anhäufungen von Kernen, die sich auf dem Wege amitotischer Zerfallsteilungen vermehren. Das intertubulöse Parenchym hat an Dicke bedeutend zugenommen, stellenweise scheint es ohne sichtbare Abgrenzung in das Drüsenepithel überzugehen.

Die Wucherungserscheinungen im Parenchym sprechen dafür, daß ihm der wesentliche Anteil an Regeneration des erschöpften Drüsenepithels zuzuschreiben wäre.

III. Hunger.

Helix pomatia erwies sich bedeutend resistenter als *Helix arbustorum* gegen die Einwirkung des Hungers. Wahrscheinlich liegt die Ursache in höherem Anpassungsgrad an Trockenheit- oder Sommerschlafperioden, bedingt durch den Unterschied ihrer Standorte. Es wurde deswegen zur Untersuchung der Hungerinanition ausschließlich *Helix pomatia* verwendet. Bei Nahrung- und Wassermangel ziehen sich die Tiere in ihr Gehäuse zurück und verschließen seine Mündung durch ein dünnes Häutchen von erstarrtem Ausscheidungsprodukt der Mantel- und Fußdrüsen. In diesem Schlafzustande wurden sie in trockenen Glasgefäßen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (zirka 17° C.) aufbewahrt. Der Hungerschlaf dauerte in einigen Fällen neun, sogar elf Monate. Da jedoch die im sechsten Monate rasch steigende Sterblichkeit es erschwert hätte, die reduktionellen Erscheinungen von prämortalen pathologischen Veränderungen auseinanderzuhalten, so wurden nur die ersten fünf Monate berücksichtigt. Es stellte sich heraus, daß diese fünfmonatliche Karenz in zwei Phasen eingeteilt werden kann: 1) die Phase des Verbrauchs der in Gestalt von Drüsengranula gegebenen Nährstoffe und 2) die darauf folgende Phase eigentlicher Hungerinanition.

Die erste Phase ist charakterisiert durch Involution der Drüsen-

granula. Sie besteht in der Verschmelzung diskreter Granula zu strukturlosen Sekretklumpen (Taf. XXXII, Fig. 6*a*) und der Entmischung der die Granula zusammensetzenden Substanzen oder Substanzgruppen. Bei der Entmischung werden drei, der Färbung nach gut unterscheidbare Substanzen gesondert: eine basophile, die sich zuerst in Gestalt von winzigen Sekundärgranula ins Drüsenplasma zurückzieht, eine dunkel amphichromatische, welche den wesentlichen Teil der Kapuze bildete und zum Teil auch noch im Träger auftrat, und eine rein oxychromatische, aus welcher die Hauptmasse des Trägers bestand. Die beiden ersten bewahren noch lange die Fähigkeit, gut gestaltete Körper zu bilden. Die amphichromatische Substanz bildet nämlich gleich bei der Entmischung große, homogene Kugeln; die basophilen Körnchen scheinen auch nachträglich im zweiten Hungermonate zu ähnlichen kugeligen Gebilden zu verschmelzen.

Der dritten, oxychromatischen Substanz fehlt diese Gestaltungsfähigkeit vollständig. Sie sammelt sich in formlosen, im körnigen Zerfall begriffenen Klumpen dicht an den Peripherie der Drüsenkerne. Die Drüsenkerne scheinen sich an dem Verbrauche der Drüsengranula zu beteiligen, indem die Abbauprodukte derselben teilweise von ihnen aufgenommen werden. Diese Aufnahme betrifft vor allem die oxychromatischen Nährsubstanzen, so daß diese schon im ersten Hungermonate verbraucht werden. Sie scheinen durch die Kernmembran zu diffundieren und werden dicht unterhalb derselben wieder in Gestalt von feinsten oxychromatischen Körnchen ausgefällt. Rascher Schwund dieser Granula beweist, daß sie alsbald eine weitere Umarbeitung erfahren.

Die Aufnahme geformter Sekretreste, d. h. amphi- und basichromatischer Kugeln, erfolgt entweder in der Weise, daß die dicht dem Kern genäherten Vakuolen, in welchen sie liegen, von der Kernmembran überwuchert werden, oder durch lokale Dehiszenz der Kernmembran. Auch intranukleär bewahren die basophilen Kugeln noch lange ihre Gestalt, wodurch die Kerne in diesen Stadien (Beginn des dritten Hungermonats) besonders reich an basichromatischen Kernkörperchen (Karyosomen) erscheinen.

Diese Beteiligung der Drüsenkerne am Verbrauch der Sekretsubstanzen und Aufnahme der Involutionsprodukte der Granula ist eigentlich äquivalent den bekannten Erscheinungen ihrer unmittel-

baren Anteilnahme an der Ausarbeitung der Sekretkörnchen verschiedener Serocyten.

Die Tätigkeit der Drüsenkerne äußert sich hier sowohl durch die seit Beginn des Hungers steigende Chromatizitätszunahme, wie auch dadurch, daß das Kernvolumen im Laufe des fünfmonatlichen Hungerns im allgemeinen nur wenig abnimmt und im Beginn, also eben in der Phase des Verbrauchs der Drüsenkörnchen, sogar eine deutliche Vergrößerung erfährt (Taf. XXXII, Fig. 6 d).

Die zweite Phase — die eigentliche Karenz — wird auf dem nukleären Gebiete gekennzeichnet durch starke Zunahme von Basichromatin (Taf. XXXII. Fig. 7), auf dem cytoplasmatischen durch Auftreten zahlreicher, hell basichromatischer. kugeliger und zum Teil konzentrisch geschichteter Gebilde, die am ehesten dem Begriffe der Parasomen entsprechen, und durch Verschmelzung diskreter Zellterritorien zu strukturlosen Syncytien.

Bei der Chromatizitätszunahme verschwinden in den Kernbläschen sowohl die Reste von amphichromatischen Substanzen als auch die basophilen Kugeln, welche den Karyomeriten ähnlich wären; alle färbbare Substanz wird demnach als Basichromatin in Form eines grobfaserigen Gerüstes abgelagert. Die fortwährende Zunahme an basichromatischen Substanzen führt Zustände herbei, in welchen der normale Kernbau nicht mehr zu erkennen ist infolge der Überladung mit immer stärker färbbaren Chromatinbrocken. Die Hyperchromatie gipfelt in Degenerationserscheinungen, welche nach fünfmonatlichem Hunger eine schon beträchtliche Ausdehnung gewinnen. Die Degeneration besteht entweder in Kondensierung sämtlichen Chromatins zu dichten, strukturlosen, homogenen Körpern (Pyknose) oder in verschieden gestalteter Auflösung der Kernwände und Zerstreuung des Chromatins im umgebenden Syncytium (Karyorrhexis-Formen). Bei der syncytiellen Umbildung der Tubuli verwischt sich die Grenze zwischen dem Drüsenepithel und dem centrotubulösen Syncytium einerseits und dem Parenchym anderseits. Nur an den Kernen ist die ursprüngliche Gewebedifferenzierung zu erkennen, indem die meisten Parenchym- und Syncytiumkerne unverändert bleiben.

Den Einfluß der Karenz auf das Parenchym bemerkt man erst in zweiter Phase. Zu dieser Zeit beginnt die Anzahl der Parenchymkerne zu wachsen. In der Tabelle Nr. II sieht man, welche Veränderung das Zahlenverhältnis zwischen den auf je einem Ge-

TABELLE II.

Laufende Nr.	Dauer der Karenz	Gesamtanzahl der Kerne in einem Gesichtsfelde	Anzahl der Drüsenkerne	Anzahl der Parenchymkerne	Drüsenkerne / Plasmakerne
1.	—	69	46	23	2
2.	2 Wochen	96	59	37	1·6
3.	4 „	165	90	75	1·2
4.	8 „	147	73	74	0·98
5.	10 „	397	147	250	0·58
6.	20 „	930	530	400	1·32

sichtsfelde bei gleicher Vergrößerung zusammengezählten Drüsen- und Parenchymkernen im Laufe der Karenz eingeht. Im allgemeinen gestaltet es sich zu Gunsten der Parenchymkerne. Besonders erheblich steigt ihre Anzahl im dritten Monate, dann sinkt sie wieder etwas. Diese Abnahme findet ihre Erklärung darin, daß einige unter den Parenchymkernen sich an dem Verbrauch der Drüsengranula beteiligen und dabei an Größe zunehmen und ihre Gestalt verändern, so daß man sie nicht mehr von den Drüsenkernen unterscheiden kann. Die beginnende Degeneration im Drüsengewebe ruft demnach Wucherungs- und Umdifferenzierungserscheinungen im Drüsenparenchym herbei.

Die Inanition beeinflußt die Drüsenkerne und die Zellleiber in sehr ungleichem Grade. Im allgemeinen werden die letzteren mehr angegriffen. Ihre Individualität wird, wie wir sahen, teilweise aufgehoben, während die Zellkerne bis zum Eintritt der degenerativen Erscheinungen sich als deutlich konturierte Bläschen erhalten. Wo die Zellterritorien erhalten bleiben, nehmen sie an Volumen in einem Grade ab, welcher sich mit der sehr geringen Volumenabnahme der Kernbläschen kaum vergleichen läßt.

Infolgedessen wird das Größenverhältnis, welches normalerweise zwischen einem Zellgebiete und dem entsprechenden Kerne besteht. zu Gunsten des letzteren verschoben. Diese Veränderung wird durch die Zahlen der Tabelle III und die Kurventafel Textfigur 1 veranschaulicht. Es wurden hier als Äquivalente der Volumina die Größen der betreffenden Querschnittsflächen angenommen. Die Kurve Nr. 1 stellt die Größenabnahme ganzer Zellen dar, Nr. 2 die der

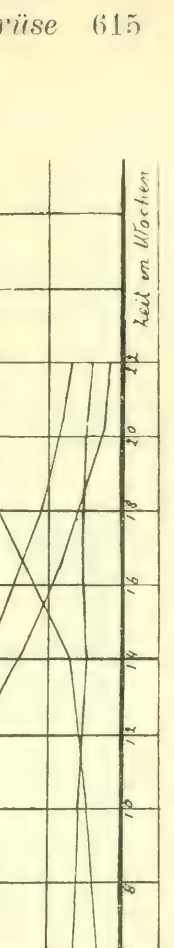


Fig. 1.

TABELLE III.

	Material	Durchschnittswert der Querschnittsflächen der Drüsenzellen in mm²[1])	Durchschnittswert der Kerne in mm²[1])	Durchschnittswert der Cytoplasmaleiber in mm²[1])	Verhältnis des Kern- zu dem Plasmavolumen (k/p)
1.	normales	51·09	2·19	48·90	0·045
2.	nach 2-wöchentlichem Hungern	38·45	3·72	35·73	0·104
3.	„ 4- „ „	28 99	3·35	25·64	0·130
4.	„ 6- „ „	22·72	3·20	19·52	0·163
5.	„ 10- „ „	14·88	2·72	12 16	0·223
6.	„ 14- „ „	8·88	2·17	6·71	0 323
7.	„ 16- „ „	6·36	2·27	4·09	0·555
8.	„ 20- „ „	3·99	2·03	1·96	1·035
9.	„ 22- „ „	3·18	1·81	1·37	1·332

cytoplasmatischen Territorien allein, Nr. 3 die der Kerne, Nr. 4 die Veränderungen des Verhältnisses zwischen den Größen der Querschnittsflächen der nukleären und der plasmatischen Gebiete. Man sieht deutlich den Unterschied in der Reduktionsfähigkeit zwischen den Cytoplasten und ihren Kernen und die dementsprechende Umgestaltung ihres Verhältnisses.

Als Ursache der ungleichen Resistenz dieser beiden territoriellen Einheiten darf vielleicht, neben anderen, auch die Tatsache gelten, daß sie sich beim Eintritt der Karenz in ungleichem physiologischem Zustande befinden. Die Größe der cytoplasmatischen Territorien ist nämlich direkt von dem Füllungsgrad der Zelle mit den Produkten sekretorischer Tätigkeit abhängig und zeigt sich infolgedessen auch unter normalen Verhältnissen bedeutend variabler als diejenige der Zellkerne.

Wenn man die plasmatischen Territorien einer Drüse als Glieder einer Variationsreihe betrachtet und an der Hand der als variierende Eigenschaft angenommenen Größe ihrer Querschnittsflächen ordnet, so kann ihre Gruppierung graphisch mit Anwendung der Methode der Treppenpolygone dargestellt werden. Textfig. 2 enthält drei Treppenpolygone, welche die Variation der plasma-

[1]) Die Messungen wurden an Zeichnungen ausgeführt, welche einer 1000-fachen Vergrößerung entsprechen.

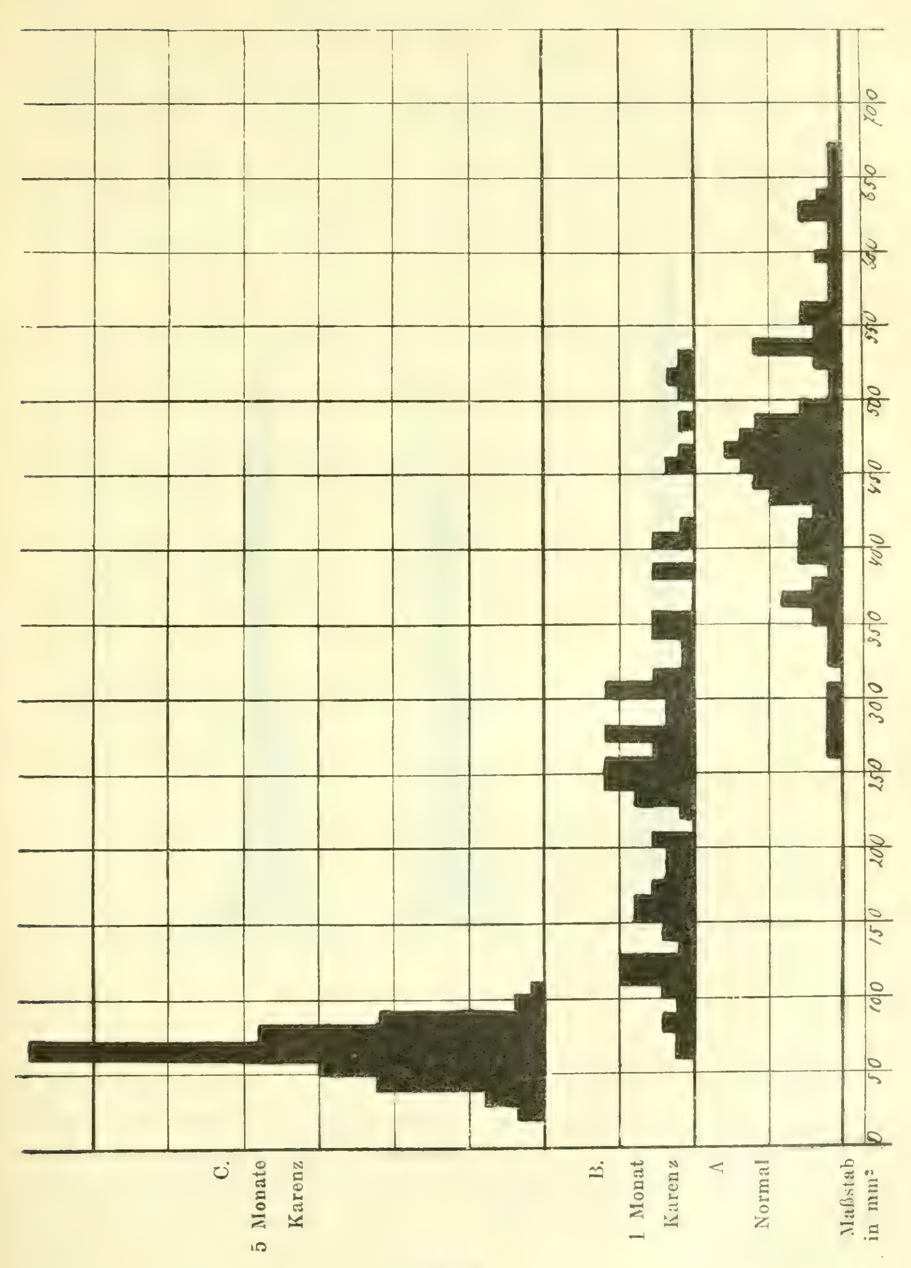

C.
5 Monate
Karenz
B.
1 Monat
Karenz
A
Normal
Maßstab
in mm²
0
50
100
150
200
250
300
350
400
450
500
550
600
650
700

Fig. 2.

tischen Territorien der Drüsenzellen darstellen, und zwar Fig. 2 *A* die Variation in der Größe der Plasmaleiber einer normalen Eiweißdrüse, Fig. 2 *B* dieselbe nach einen Monat dauernder Karenz, Fig. 2 *C* dieselbe nach fünfmonatlichem Fasten. Ein Blick auf diese Treppenpolygone zeigt, daß die Variation im normalen Zu-

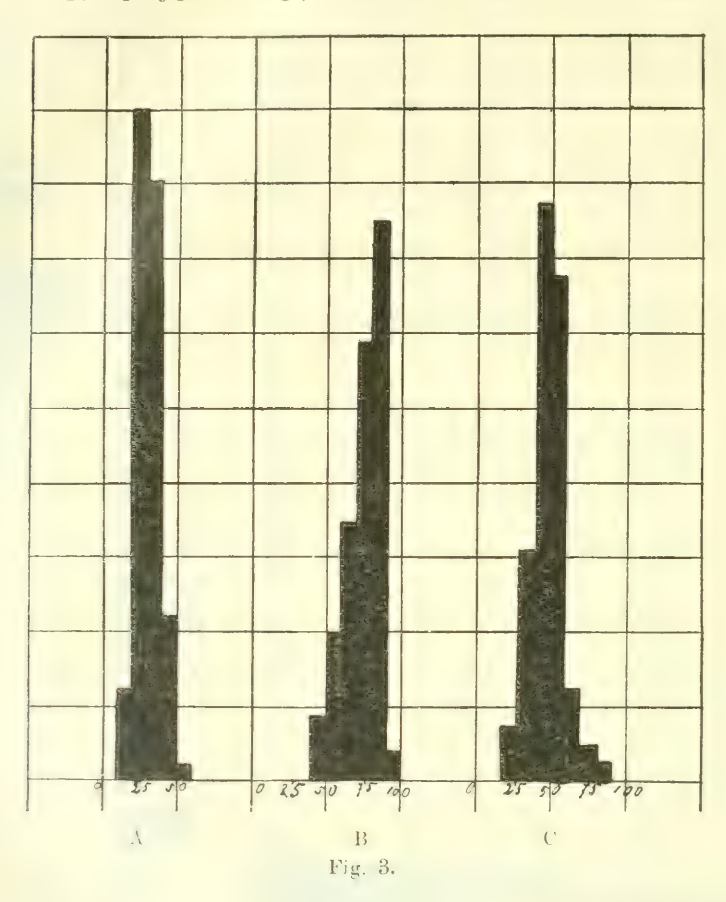


Fig. 3.

stande und am Anfange des Hungerns eine mehrgipfelige und breitbasige Frequenzkurve ergeben würde; dagegen beweist das Variationsschema, daß sich die Verhältnisse in den Plasmaleibern der Drüsenzellen eines ausgehungerten Tieres gründlich geändert haben, da wir hier eine mehr regelmäßige, eingipfelige Frequenzkurve erhalten.

Fig. 3 stellt die auf Grund der Messungen von Kernen kon-

struierten Variations-Treppenpolygone dar. Das gleiche Verfahren hat hier eine beinahe regelmäßige, und zwar eine ein- und hochgipfelige Frequenzkurve ergeben. Dieser Typus der Kurve wird nach ein- (Fig. 3 *B*) und nach fünfmonatlicher Karenz beibehalten.

Die ungleiche Variabilität dieser beiden Zellkomponenten wird am besten durch die ungleichen Werte der Streuung[1]) veranschaulicht. Bei den plasmatischen Territorien beträgt die Streuung zirka 163·0, für die Kerne ist sie bedeutend kleiner: zirka 48·3.

IV. Hunger bei hoher Temperatur.

Einige Exemplare von *Helix pomatia* wurden der Einwirkung des Hungers im Thermostatzimmer in einer Temperatur von 33° C. ausgesetzt. Die Untersuchung histologischer Präparate erwies, daß hier nach drei Wochen die Volumenabnahme der Drüsenzellen und ihre Entleerung so weit fortgeschritten waren, als es in normaler Temperatur erst nach vier Monaten der Fall war. Ähnlich verhielt sich auch die Gewichtsabnahme der Tiere. Die Wärme wirkte im allgemeinen als ein die Hungerinanition enorm beschleunigender Faktor.

Im Verlauf der cytologischen Veränderungen ließen sich Unterschiede merken, die zum Teil durch diese Beschleunigung, zum Teil vielleicht durch spezifische Einwirkung der Wärme bedingt sein konnten. Sie betreffen die Involutionsweise der Drüsengranula, das Verhalten der Drüsenkerne und des Drüsenplasmas.

Die Entmischung wird hier stets an den Granula noch vor ihrer Verschmelzung durchgeführt, die Entmischungsprodukte werden meist intraplasmatisch verbraucht. Bilder einer Aufnahme der formlosen oder geformten Sekretreste ins Kerninnere sind bedeutend seltener, als es bei langsamer Inanition der Fall war. Im Zusammenhang steht damit die Tatsache, daß hier die Chromatizitätszunahme der Kerne viel geringer ist. Die Kernbläschen erfahren in den ersten 10 Tagen eine erhebliche Vergrößerung, dabei werden sie aber an Chromatin nicht reicher. Diese Volumenvergrößerung erinnert an die Aufquellung der Kerne zur Zeit der Eiablage. Eine Chromatizitätszunahme läßt sich erst in der dritten Woche deutlich

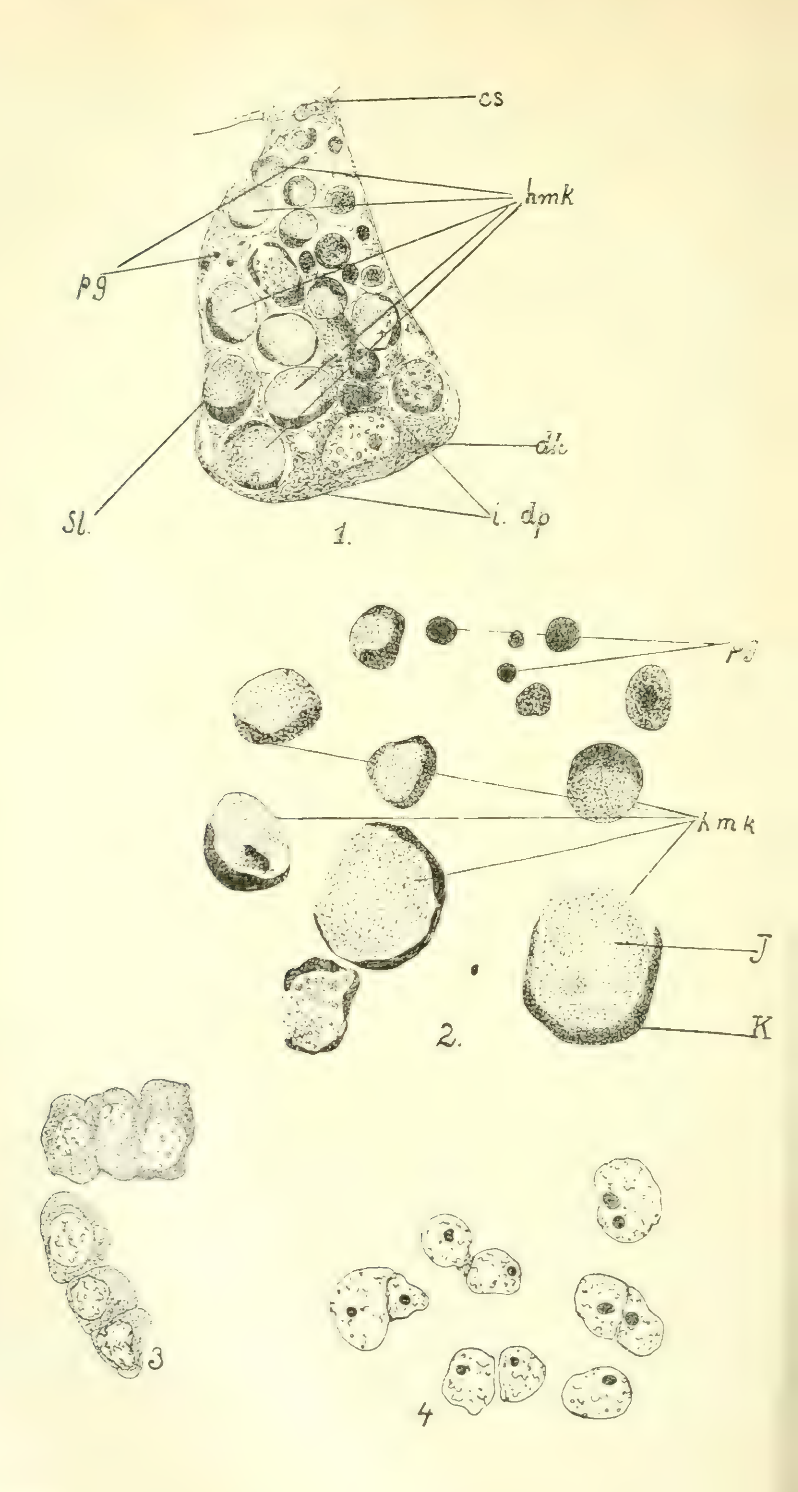
[1]) Als Streuung oder Standardabweichung bezeichnen wir die Wurzel der mittleren quadratischen Abweichung.

merken, auch in vollständig entleerten Zellen bewahren die Kerne aber eine normale Anordnung des chromatischen Gerüstes (Taf. XXXII, Fig. 8); hyperchromatische, pyknotisch degenerierende Kerne sind nicht zu finden.

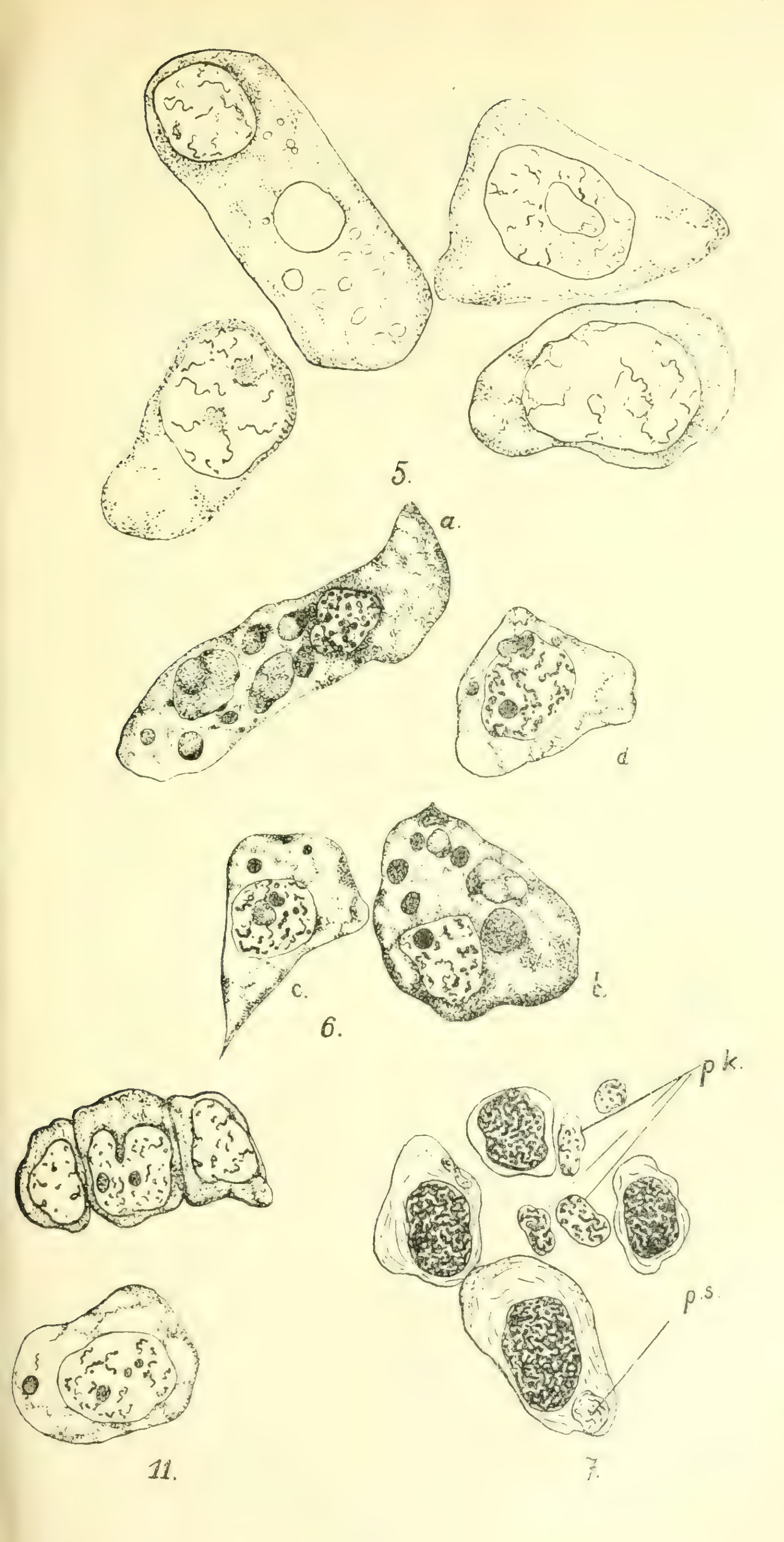
Das Drüsenplasma bleibt auch nach vollständig durchgeführtem Verbrauch der Drüsengranula meist deutlich in Zellterritorien differenziert. Syncytiell umgebildete Epithelpartieen sind viel seltener. Beim Verbrauch der Sekretgranula scheint das Drüsenplasma dichter zu werden, es färbt sich immer ausgesprochener oxychromatisch. In basalen Zellteilen treten zahlreiche amphichromatisch gefärbte, undeutlich konturierte Stränge (ergastoplasmatische Fasern) auf, mehr distalwärts kleine, aber in größerer Anzahl, als es beim Hunger in normaler Temperatur der Fall war, erscheinende Parasomen. Größerer Plasmareichtum und Auftreten zahlreicherer chromatischer Differenzierungen (Chromatoplasten) auf cytologischem Gebiete sind wahrscheinlich unmittelbar dadurch bedingt, daß die Entmischungsprodukte der Drüsengranula hier größtenteils intraplasmatisch verbraucht werden.

V. Einfluß der Winterruhe.

Durch den Winterschlaf werden keine wesentlichen Veränderungen im Bau der Eiweißdrüse herbeigeführt. Der einzige Unterschied, den man beim Vergleich der Frühjahrs- und der Herbstpräparate wahrnimmt, besteht darin, daß in den ersteren die Drüsengranula mehr abgerundet und etwas kleiner erscheinen. Die Kapuzen haben sich zum Teil ebenfalls abgerundet, ohne sich von den Trägern zu lösen, die Trägersubstanz ist kompakter geworden. Infolge der geringen Größenabnahme der Granula treten die plasmatischen Wabenwände und die Zellgrenzen deutlicher hervor. In den Drüsenkernen ist für die Zeit der Winterruhe eine Verteilung des Chromatins in diskrete abgerundete Körnchen charakteristisch. Der Zustand der Drüse nach künstlich bis auf 15 Monate verlängertem, also mit Hunger kombiniertem Winterschlafe zeigt, daß die Reduktion hier bedeutend geringer ist, als sie in den fünf Monate dauernden Hungerversuchen war. Die Drüsengranula sind in Involution begriffen, ihre Involutionsprodukte aber noch reichlich vorhanden, während sie sonst schon im dritten Hungermonate vollständig verbraucht waren. Die Drüsenkerne weichen von dem normalen Aussehen sehr wenig



M. Krahelska.


5.
a.
d
c.
b
6.
p k.
p.s.
11.
7.

ab, an Chromatin haben sie sehr wenig zugenommen. Das Drüsenplasma scheint zwar stark reduziert zu sein, dagegen bleiben die Zellgrenzen noch erhalten. Sehr auffallend ist der Reichtum an Chromatoplasten (ergastoplasmatischen Fasern und Parasomen). Dieser Fall beweist, von welcher Wichtigkeit für die Gestaltung und Intensität der Hungerreduktion der Zustand ist, in welchem sich der Organismus beim Beginn der Karenz befindet.

Aus der Embryologischen Abteilung des anatomischen Institutes der Jagellonischen Universität in Krakau.

Erklärung der Tafel XXXII.

1. Eine Eiweißzelle der normalen Eiweißdrüse.

cs: Teil des centrotubulösen Syncytiums. — *hmk*: reife Halbmondkörperchen. — *dk*: Drüsenkern. — *i.dp*: intaktes Drüsenplasma. — *Sl*: Seitenleiste. — *pg*: Primärgranula.

2. Die häufigsten Formen der Eiweißkörnchen.

pg: Primärgranula. — *hmk*: Halbmondkörperchen. — *T*: Träger. — *K*: Kapuze.

3. Junge Drüsenzellen vor dem Beginn der Ausscheidung.

4. Einige in amitotischer Teilung begriffene Epithelkerne aus einer jungen, im Beginn der Ausbildung der Sekretkörnchen stehenden Eiweißdrüse.

5. Drüsenzellen aus der Eiweißdrüse einer zur Zeit der Eiablage getöteten Schnecke. Chromatinarmut und Größe der Kerne treten beim Vergleich dieser Figur mit der bei gleicher Vergrößerung in Fig. 1 gezeichneten normalen Eiweißdrüsenzelle deutlich hervor.

6. Einige Zellen aus der Eiweißdrüse hungernder Schnecken, aus der Phase des Verbrauchs der Drüsengranula, und zwar die Zelle *a*: nach zweiwöchentlichem, *c*, *b* und *d* nach vierwöchentlichem Hungern. Mit der fortschreitenden Entleerung der Zelle nimmt von *a* bis *d* der Kern fortwährend an Größe zu.

7. Vier Drüsenzellen aus der Eiweißdrüse einer seit fünf Monaten hungernden Schnecke.

pk: Parenchymkerne aus dem intertubulösen Parenchym derselben Präparate. — *ps*: Parasom.

8. Einige Drüsenzellen aus der Eiweißdrüse einer seit drei Wochen in einer Temperatur von 33° C. hungernden Schnecke.

Vergrößerung der Figuren: 1, 3, 5, 6, 7 zirka 1000-fach.

Z badań doświadczalnych nad ćwiczeniem pamięci. — Experimentelle Beiträge zur Frage der Gedächtnisübung.

Mémoire

de M. Z. ZIEMBIŃSKI,

présenté par M. N. Cybulski m. t. dans la séance du 6 Mai 1912.

Die vorliegenden Versuche wurden im Anschluß an Ebert's und Meumann's Untersuchungen [1]) über Gedächtnisübung gemacht. Bekanntlich haben die genannten Autoren auf experimentellem Wege eine Antwort auf die Frage zu gewinnen versucht, ob die Übung eines Spezialgedächtnisses auch zur Förderung der übrigen Spezialgedächtnisse beitrage. Das Versuchsschema ist durch die Fragestellung sofort gegeben. Man bestimmt quantitativ die Leistungen der Versuchspersonen hinsichtlich verschiedener Spezialgedächtnisse im Anfangsstadium; darauf folgt die Spezialübung einer Gedächtnisfunktion, endlich wieder eine quantitative Bestimung der im Anfangsstadium geprüften Funktionen, welche mit der ersten zu vergleichen ist. In den Versuchen von Ebert und Meumann wurde speziell der Einfluß bestimmt, welchen die Übung des mechanischen Memorierens von sinnlosen Silben auf eine Anzahl von im großen und ganzen ziemlich verwandten Gedächtnisfunktionen ausübt. Deshalb ist es natürlich, daß, obwohl unter gegebenen Verhältnissen die Spezialübung ohne Zweifel eine Förderung anderer Funktionen zur Folge hatte, die Ergebnisse doch nur mit der Restriktion ausgesprochen wurden, es lasse sich im allgemeinen ein ähnlicher Einfluß in umso schwächerem Grade voraussehen, je weniger verwandt die untersuchten Funktionen sein werden. Umgekehrt läßt sich also die Methode auch verwenden, um auf die Spur einer Verwandtschaft zwischen augenscheinlich entlegenen Funktio-

[1]) Arch. für die ges. Psych. 1905.

nen zu kommen. Diese Erwägung brachte in die vorliegenden Versuche einen weiteren Gesichtspunkt hinein.

Unser Versuchsplan führte im Vergleich zu demjenigen von Ebert und Meumann einige Änderungen ein. Der Einfluß der Spezialübung sollte nur an einem Spezialgedächtnisse geprüft werden. Dabei ging man von der folgenden Erwägung aus: Werden mehrere Spezialgedächtnisse untersucht, so ist es nicht ausgeschlossen, daß die Untersuchung des Anfangsstadiums schon eine Mitübung der einzelnen Gedächtnisse bedeutet. Um dies zu eliminieren, schlugen wir folgendes Verfahren ein. Als Gedächtnisformen suchten wir solche Spezialgedächtnisse zu wählen, welche folgenden Bedingungen entsprechen sollten: 1) sie sollten möglichst einfach sein und 2) eine größtmögliche Verschiedenheit aufweisen. Als diesen Bedingungen entsprechend wählten wir das Behalten von akustisch dargebotenen Buchstabenreihen und das Wiedererkennen von Farben. Die sekundäre Gedächtnisentwicklung wurde an Buchstabenreihen geprüft; das Wiedererkennen der Farben diente als Übung. Wir haben — abweichend von Ebert und Meumann — als Übung das Wiedererkennen und nicht die Reproduktion gewählt, um die Mitwirkung des mechanischen Faktors nach Möglichkeit zu eliminieren.

Es wurde beschlossen, die akustischen Anfangsversuche eine Zeitlang fortzuführen, damit sich schon innerhalb dieser Versuchsreihe ein Fortschritt deutlich bemerkbar mache. Dieser Fortschritt sollte unterbrochen werden, bevor sein Maximum erreicht war, um sofort zu den Farbenübungen überzugehen, nach deren Beendigung die unterbrochene Versuchsreihe wieder aufgenommen werden sollte. Es stellte sich heraus, daß die ursprünglich herangezogene Wiedererkennung von akustisch dargebotenen Zahlenreihen (dreistellige Zahlen) keinen merklichen Fortschritt in den Zahlenergebnissen zeigt und daß außerdem diese Methode keine verläßlichen Resultate gibt, da sie eine genügende objektive Kontrolle der gänzlich ungeübten Versuchspersonen nicht gestattet. Deshalb wurden diese Versuche als Vorversuche betrachtet und definitiv die Methode der behaltenen Glieder beibehalten.

Die Versuche führte ich an mehreren Versuchspersonen teilweise durch, zum Abschluß konnte ich aber nur mit vier von ihnen kommen. Es waren die Herren stud. phil. Ch., K. und M. und Frl. cand. rer. nat. L. M. Sie waren alle zum ersten Male an

psychologischen Versuchen beteiligt. Die Versuche wurden 2—3-mal wöchentlich gemacht.

Als Material für die akustischen Versuche wurden, wie gesagt, Konsonantenreihen aus 10 oder 16 Gliedern unter gewöhnlichen Vorsichtsmaßregeln zusammengestellt. Diese Reihen wurden vom Versuchsleiter dreimal monoton vorgelesen, wobei die Schnelligkeit durch Metronomschläge geregelt war (Tempo : 1 Sek.). Zwischen die einzelnen Lesungen waren Intervalle von 2 Sek. (bei längeren Reihen 4 Sek.) eingeschoben. Während der darauffolgenden Zwischenzeit war es den Versuchspersonen empfohlen, durch innerliche Rezitation geläufiger Verse u. s. w. die Aufmerksamkeit von den gehörten Lauten abzulenken. Bei der freien Reproduktion waren sie nicht gezwungen, die ursprüngliche Reihenfolge beizubehalten. Die totale Zeitdauer dieser Reproduktion wurde nach einer Sekundenuhr notiert. Gleich nachher mußte angegeben werden, welche von den hergesagten Elementen mit Bewußtsein ihrer richtigen oder veränderten Stellung erinnert wurden. Diejenigen Elemente, welche von keinem Stellungsbewußtsein begleitet waren, wurden zusammen mit den falsch lokalisierten in eine besondere Rubrik zusammengestellt.

In einer Versuchsstunde wurden immer 4 Versuche gemacht. Jede Versuchsperson fing mit 10-gliedrigen Reihen und 1 Min. Zwischenzeit an. Nach kurzer Zeit (außer der V.-P. : M) war hier das Maximum erreicht, also 10 Elemente mit Stellungsbewußtsein wiedergegeben. Nun wurden zwei Arten von Versuchen eingeführt: 1) mit 16-gliedrigen Reihen und 1 Min. Zw.-Z.; 2) mit 10-gliedrigen Reihen und 5 Min. Zw.-Z. In jeder Versuchsstunde waren je zwei Versuche von jeder Art gemacht. Dieses Verfahren wurde solange fortgesetzt, bis die entsprechende V.-P. einen sicher feststellbaren Fortschritt im Behalten der akustisch dargebotenen Reihen aufwies. In diesem Momente, welcher verschieden je nach der Individualität der V.-P. gewählt werden mußte, wurden die akustischen Versuche unterbrochen.

Als Material für die Übungen wurden Pigmentfarben verwendet, und zwar die „Bradley Educational Colored Papers“: 1) „Pure Spectrum Scales“, 2) „Grays“ (weiß und schwarz ausgeschlossen) und 3) „Broken Spectrum Scales“, im ganzen über 130 Farbentöne von verschiedener Helligkeit und Sättigung. Sie waren an die

Rückseite von Visitenkartenkartons (7·7 cm × 4·3 cm) geklebt, in denen genau in der Mitte kreisförmige Öffnungen von 2cm Durchmesser ausgeschnitten waren, so daß die Vorderseite eines jeden Kartons einen farbigen Kreis in weißer Umrahmung darstellte.

Aus der ganzen Masse wurden vor jeder Versuchsstunde Gruppen zu 10 Farbentönen zusammengestellt; in jeder Gruppe mußten die Elemente leicht unterscheidbar sein; sonst waren keine besonderen Einschränkungen eingeführt. (Beim Herauslesen mußten außerdem zwei Gruppen nicht allzu ähnlich sein). In einer Versuchsstunde wurde also ein Farbenton nur einmal verwendet. Es waren jedesmal zwei Versuche mit Herstellung der Reihenfolge und zwei mit Herauslesen aus einer gemischten Gruppe vorgenommen.

Zur Einprägung wurden die farbigen Elemente auf einem Tische, welcher mit neutralem Verpackungspapier bedeckt war, den Versuchspersonen vorgelegt. Es waren entweder in einer zufälligen Reihenfolge in Querrichtung 10 Elemente aufgestellt (die Kartons mit den längeren Seiten aneinander gereiht), oder 10 Elemente auseinandergeworfen, ohne sich teilweise zu decken. Die Vorbereitungen waren vor den Augen der Versuchspersonen mit einem Pappschirme verdeckt. Den Schirm erhob der Versuchsleiter nach einem entsprechenden Signale; die Versuchsperson betrachtete die Farben während einer halben Minute (bei größerer Übung 20 Sek.). Dann trat eine Pause von 1 Min. ein, während welcher wieder der Schirm vorgesetzt wurde. Nach dieser Zwischenzeit bekam die Versuchsperson im ersten Falle dieselben Farben, aber durcheinander geworfen, zu sehen und mußte die eingeprägte Reihenfolge herstellen, im zweiten Falle kamen zu den 10 früheren 10 neue Elemente hinzu und die Aufgabe bestand im Herausfinden der alten Gruppe Die Zeitdauer dieser Leistungen wurde jedesmal notiert. Im zweiten Falle mußte die V.-P. unmittelbar nach der Hauptaufgabe noch diejenigen Elemente aufzeigen, welche ihr „sicher neu“ erschienen.

Es wurden die V.-P. immer wieder instruiert, bei den optischen Versuchen sprachliche Hilfen möglichst zu vermeiden. Die Kontrolle wurde mit Hilfe von Ordnungszahlen ausgeführt, welche auf der Rückseite der Kartons angebracht waren. Sie war unter Mitwissen der V.-P. gemacht; ebenso war auch das Verfahren bei den akustischen Versuchen wissentlich.

Die Anzahl der Farbenübungen war bei den verschiedenen V.-P. verschieden, was durch Nebenursachen bedingt war.

Bei der Zusammenstellung der Zahlenergebnisse wurden folgende Regeln berücksichtigt. Bei der Wiederherstellung der Reihenfolge galt jedes Element, welches an eine falsche Stelle geraten war, als ein Fehler. Die Entfernung der ursprünglichen (richtigen) Stelle von der falschen wurde also dabei nicht berücksichtigt. Eine Ausnahme wurde gemacht im Falle einer Verschiebung von mehreren Elementen, welche ihre relative Anordnung innerhalb der Gruppe nicht veränderte: eine solche Gruppenverschiebung wurde immer nur 2 Fehlern gleich gerechnet, weil sie eine relative Änderung der Anordnung am Anfang und am Ende zur Folge hat.

Die Ergebnisse der zweiten Versuchsart wurden in vier Rubriken geordnet: die erste gibt die Anzahl der richtig als „alt" wiedererkannten Elemente (R. A.) an, die dritte die der falsch als „alt" anerkannten (F. A.), die zweite und vierte die der richtig und falsch als „neu" beurteilten Elemente (R. N. und F. N.). Bei den akustischen Versuchen wurden auseinandergehalten die „mit Stellungsbewußtsein" und die „ohne Stellungsbewußtsein" wiedergegebenen Elemente. Die Anzahl der reihenfremden Elemente war minimal und wurde infolgedessen außeracht gelassen.

Die Tabellen I, II und III stellen die Ergebnisse der Versuche für jede V.-P. besonders zusammen. Die zwei ersten veranschaulichen die Resultate der optischen Übungen. Sie sollen die Antwort auf die Frage geben, ob und auf welche Weise die geübte Funktion sich selbst entwickelt; dann soll die III. Tabelle die Hauptfrage beantworten, ob der Einfluß dieser Übung sich auch weiter ausbreitet.

In den zwei ersten Tabellen sind die Zahlen aus je 5 Versuchen summiert worden; in der III. Tabelle aus je 2 Versuchen (1 Tag). In der letzten Tabelle sind die Zahlen als Summen von 2 Brüchen zusammengestellt, deren Nenner die Anzahl der zusammengefaßten Versuche angeben, die Zähler die Summen der behaltenen Elemente, und zwar im ersten Bruch „mit Stellung", im zweiten „ohne Stellung". Die Sekundenzahlen, welche daneben stehen, sind auch entweder Summen aus 5, oder Durchschnittszahlen aus 2 Versuchen.

Der Fortschritt des optischen Gedächtnisses kann sich in den Zahlen der zwei ersten Tabellen auf verschiedene Weise kundgeben, und zwar: als Abnahme der Fehlerzahl in der I. Tabelle, als

Zunahme der richtig wiedererkannten und richtig als neu bezeichneten Elemente und Abnahme der entsprechenden Zahlen der falschen Urteile in der zweiten Tabelle, — in beiden als Verkürzung der Dauer der Leistung. Obwohl nun bei jeder V.-P. eine Verbesserung der geübten Funktion eintritt, so geschieht das in jedem besonderen Falle auf eine individuell bestimmte Art und Weise. Bei der V.-P. L. M. tritt ein Fortschritt in den Zahlenergebnissen erst dann zum Vorschein, wenn man die erste Hälfte einer jeden Rubrik summiert, mit der zweiten vergleicht; bei den 3 übrigen V.-PP. sind die Unterschiede direkt aus den Tabellen ersichtlich. Die V.-P. L. M. besaß ein ausgezeichnetes mechanisches Gedächtnis. Einen ausgesprochenen Gegensatz hinsichtlich der Art und Weise, wie sie das Material jeder Gattung einprägend auffaßten, boten die V.-PP. Ch. und K.: der letzte verhielt sich passiv, stellte sich rasch auf die Versuchsverhältnisse ein, seine Auffassung war „anschaulich-analytisch“, — Ch. dagegen strebte nach synthetischen Gesamtauffassungen, wobei das direkt Anschauliche oft vernachlässigt war, und es finden sich bei ihm immer wieder Bemerkungen, die Elemente „halten zusammen“ oder „fallen auseinander“, was mit besserem oder schlechterem Behalten gleichbedeutend ist; seine Aussagen sind schwankender und immer von Kommentaren begleitet. Für Ch. waren die Versuche mit Herstellung der Reihenfolge leichter als das Auslesen, für K. war — anfangs wenigstens — das letztere leichter. Nachher änderte sich diese Wertung auch bei dieser V.-P., woraus vielleicht zu schließen wäre, die Übung wirke fördernd in der Richtung des synthetischen Gesamtauffassens, welches auch bei Ch. mit der Übung sich immer natürlicher gestaltete und weniger Anstrengung erforderte. Der Einfluß der Übung zeigt sich bei Ch. in der Verkürzung der Dauer, in der Verminderung der Fehler der Reihenfolge und im Ansteigen der Anzahl der R. A. und R. N.-Elemente. Bei K. ist die Dauer in der zweiten Hälfte der Versuche verlängert, in den übrigen Rubriken ist der relative Abfall in den F. A. besonders charakteristisch, welcher bei Ch. beinahe gänzlich fehlt und in den F. N. sogar in das Gegenteil umschlägt.

Die Ausbreitung der so festgestellten Wirkung der Übung auf eine von der geübten qualitativ verschiedene Gedächtnisleistung sollte im günstigen Falle aus einer Zusammenstellung der Ergeb-

TAB. I.

Zahlenergebnisse der Versuche mit Farbenreihen.

Ch.				*K.*				*M.*			*L. M.*			
Einpr.: 30 Sek.		20 Sek.		30 Sek.		20 Sek.		30 Sek.		20 Sek.	30 Sek.		20 Sek.	
Fehlerzahl in 5 Versuchen	Rekonstruktionszeit von 5 Reihen	Fehlerzahl	Dauer	Fehlerzahl	Dauer	Fehlerzahl	Dauer	Fehlerzahl	Dauer		Fehlerzahl	Dauer	Fehlerzahl	Dauer
30	331			21	219			29	277		27	271		
26	252			17	211			29	187		20	191		
27	190			14	161			9	145		25	203		
19	176			15	174	21	178	22	160		13	142		
19	192					16	173	29	146		15	125		
23	180	19	165			6	176	9	134		17	179	21	128
18	171					18	227	25	181				35	141
16	211					13	203	23	150		28	184	29	138
15	143					11	197							
6	133	22	152			10	199							
		19	232											

TAB. II.

Zahlenergebnisse der Versuche mit Farbengruppen.

Ch.										*K.*										*M.*										*L. M.*									
Einpr.: 30 Sek.					20 Sek.					30 Sek.					20 Sek.					30 Sek					20 Sek.					30 Sek.					20 Sek.				
RA	RN	FA	FN	Dauer	RA	RN	FA	FN	Dauer	RA	RN	FA	FN	Dauer	RA	RN	FA	FN	Dauer	RA	RN	FA	FN	Dauer						RA	RN	FA	FN	Dauer	RA	RN	FA	FN	Dauer
26	—	15	—	309						41	—	11	—	265						23	18	6	4	206						38	—	13	—	295					
29	17	16	8	407						37	15	12	1	292						28	13	7	6	220						41	19	14	2	268					
34	18	10	6	353						37	11	10	0	246						31	11	9	3	170						44	22	12	2	227					
30	19	15	9	301						41	14	8	2	202	34	11	15	0	210	31	15	8	3	193						38	26	9	1	163					
33	29	10	11	271											37	17	9	0	208	36	18	8	0	189						48	31	1	1	165					
30	23	9	6	312	30	24	13	13	411						42	26	6	1	235	31	11	6	6	157						37	30	13	5	152	41	23	9	0	111
35	34	10	10	268											41	24	8	4	218	27	22	7	5	164											37	24	14	1	208
35	36	13	14	267											48	22	1	0	239	37	28	6	1	183						37	25	9	1	145	42	32	8	1	108
37	37	13	13	272											42	24	7	1	232																				
35	35	14	14	240	39	39	11	11	243						47	29	3	1	252																				
					37	37	13	13	235																														

Ch.				*K.*			
Vorversuche: 10 Glied. (1 Min.): $\left(\frac{18}{2}+\frac{2}{2}\right)$ Sek. — 10 Glied. (2 Min.): $\left(\frac{16}{2}+\frac{1}{2}\right)$ „				10 Glied. (1 Min.): $\left(\frac{6}{2}+\frac{14}{2}\right)$ Sek.: 12 $\left(\frac{19}{2}+\frac{1}{2}\right)$ Sek.: 12			
Reihenlänge 10; Zwischenzeit 5 Min. (mit Stellung + ohne Stellung)	Durchschnittl. Reaktionszeit	Reihenl.: 16 Zw.-Z.: 1 Min.	Durchschnittl. R.-Z.	R. L.: 10 Zw.-Z. 5 Min.	D. R.-Z.	R. L.: 16 Zw.-Z. 1 Min.	D. R.-Z.
$\left(\frac{5}{2}+\frac{7}{2}\right)$	30	$\left(\frac{8}{2}+\frac{13}{2}\right)$	22,5				
$\left(\frac{4}{2}+\frac{12}{2}\right)$	22	$\left(\frac{11}{2}+\frac{10}{2}\right)$	22				
$\left(\frac{10}{2}+\frac{6}{2}\right)$	15,5	$\left(\frac{7}{2}+\frac{13}{2}\right)$	32,5				
$\left(\frac{14}{2}+0\right)$	22,5	$\left(\frac{16}{2}+\frac{10}{2}\right)$	32				
$\left(\frac{14}{2}+\frac{3}{2}\right)$	15,5	$\left(\frac{11}{2}+\frac{12}{2}\right)$	21	$\left(\frac{17}{2}+\frac{2}{2}\right)$	14	$\left(\frac{8}{2}+\frac{13}{2}\right)$	22
$\left(\frac{16}{2}+\frac{2}{2}\right)$	20	$\left(\frac{14}{2}+\frac{11}{2}\right)$	27	$\left(\frac{19}{2}+0\right)$	11,5	$\left(\frac{11}{2}+\frac{17}{2}\right)$	34,5
$\left(\frac{15}{2}\quad\frac{2}{2}\right)$	18,5	$\left(\frac{16}{2}+\frac{7}{2}\right)$	27	$\left(\frac{20}{2}+0\right)$	13	$\left(\frac{23}{2}+\frac{8}{2}\right)$	21
Übung des Farbengedächtnisses. Unterbrechung d. akust. Versuchsreihe							
$\left(\frac{19}{2}+0\right)$	12,5	$\left(\frac{18}{2}+\frac{9}{2}\right)$	19,5	$\left(\frac{17}{2}+\frac{2}{2}\right)$	15	$\left(\frac{29}{2}+\frac{3}{2}\right)$	23,5
$\left(\frac{17}{2}+\frac{3}{2}\right)$	15,5	$\left(\frac{16}{2}+\frac{7}{2}\right)$	37	$\left(\frac{20}{2}+0\right)$	13	$\left(\frac{27}{5}+\frac{3}{2}\right)$	27,5
$\left(\frac{18}{2}+\frac{2}{2}\right)$	13	$\left(\frac{20}{2}+\frac{6}{2}\right)$	23,5				

M.				L. M.			
10 Gl. (1 Min.): $\left(\frac{13}{2}+\frac{3}{2}\right)$; $\left(\frac{17}{2}+\frac{1}{2}\right)$ 11·5 Sek. dtto 2 Tag: $\left(\frac{11}{2}+\frac{6}{2}\right)$; $\left(\frac{9}{2}+\frac{6}{2}\right)$ 11·5 Sek. „ 3 Tag: $\left(\frac{16}{2}+\frac{4}{2}\right)$ 12 Sek.				10 Gl. (1 Min.): $\left(\frac{19}{4}+\frac{5}{4}\right)$; $\left(\frac{31}{4}+\frac{7}{4}\right)$ Sek. — (2 Tage)			
R. L. : 10 Zw.-Z. : 5 Min.	D. R.-Z.	R. L. : 16 Zw.-Z. : 1 Min.	D. R.-Z.	R. L. : 10 Zw.-Z. : 5 Min.	D. R.-Z.	R. L. : 16 Zw.-Z. : 1 Min.	D. R.-Z.
		$\left(\frac{6}{2}+\frac{9}{2}\right)$	17				
$\left(\frac{10}{2}+\frac{9}{2}\right)$	17	$\left(\frac{2}{2}+\frac{16}{2}\right)$	16,5				
$\left(\frac{8}{2}+\frac{11}{2}\right)$	23,5	$\left(\frac{7}{2}+\frac{14}{2}\right)$	24				
$\left(\frac{9}{2}+\frac{7}{2}\right)$	15	$\left(\frac{3}{2}+\frac{16}{2}\right)$	18	$\left(\frac{13}{2}+\frac{3}{2}\right)$	19	$\left(\frac{9}{2}+\frac{5}{2}\right)$	18
$\left(\frac{15}{2}+\frac{3}{2}\right)$	21,5	$\left(\frac{3}{2}+\frac{21}{2}\right)$	25,5	$\left(\frac{13}{2}+\frac{3}{2}\right)$	20	$\left(\frac{13}{2}+\frac{6}{2}\right)$	26,5
$\left(\frac{11}{2}+\frac{7}{2}\right)$	14,5	$\left(\frac{4}{2}+\frac{16}{2}\right)$	22,5	$\left(\frac{16}{2}+\frac{3}{2}\right)$	18,5	$\left(\frac{15}{2}+\frac{4}{2}\right)$	16,5
$\left(\frac{20}{2}+0\right)$	13	$\left(\frac{10}{2}+\frac{11}{2}\right)$	20	$\left(\frac{19}{2}+0\right)$	15,5	$\left(\frac{12}{2}+\frac{6}{2}\right)$	16
$\left(\frac{17}{2}+\frac{3}{2}\right)$	13,5	$\left(\frac{8}{2}+\frac{17}{2}\right)$	19,5	$\left(\frac{19}{2}+0\right)$	29	$\left(\frac{17}{2}+\frac{8}{2}\right)$	35,5
Übung des Farbengedächtnisses. Unterbrechung d. akust. Versuchsreihe							
$\left(\frac{18}{2}+\frac{2}{2}\right)$	14,5	$\left(\frac{23}{2}+\frac{5}{2}\right)$	24	$\left(\frac{16}{2}+\frac{2}{2}\right)$	11,5	$\left(\frac{14}{2}+\frac{2}{2}\right)$	11
$\left(\frac{17}{2}+\frac{1}{2}\right)$	14,5	$\left(\frac{14}{2}+\frac{11}{2}\right)$	20,5	$\left(\frac{11}{2}+\frac{5}{2}\right)$	13,5	$\left(\frac{15}{2}+\frac{1}{2}\right)$	18,5
				$\left(\frac{20}{2}+0\right)$	16	$\left(\frac{16}{2}+\frac{6}{2}\right)$	16
				$\left(\frac{18}{2}+\frac{1}{2}\right)$	16	$\left(\frac{14}{2}+\frac{5}{2}\right)$	22,5
				$\left(\frac{20}{2}+0\right)$	15,5	$\left(\frac{17}{2}+\frac{4}{2}\right)$	24,5

nisse der akustischen Versuche hervortreten, wie sie in Tabelle III dargestellt ist. Der Verlauf der Übung zeigt sich auch hier als ein individuell verschiedener. Die Auffassung der Reihen auf Grund der akustischen Darbietung war für die V.-P. M. sehr schwierig, besonders schien ein Behalten von längeren Reihen (16 Elemente) „unmöglich, weil die Elemente ein Chaos bilden"; es mußten deshalb mit dieser V.-P. mehrere Tage Vorversuche mit kürzeren Reihen gemacht werden. V.-P. K. zeigt relativ mehr ohne Stellungsbewußtsein behaltene Elemente, welche dessenungeachtet sicher erinnert werden, als Ch., der meistens nur „zusammenhaltende" Gruppen wiedergeben konnte. Die Sekundenzahlen sind im allgemeinen bei diesen Versuchen schwankender als bei den optischen.

Es stellt sich aus Tabelle III heraus, daß nur bei den drei ersten V.-PP. ein gewisser Fortschritt des akustischen Behaltens nach optischen Übungen zu bemerken ist. Dieser Fortschritt tritt mehr in den längeren Reihen hervor, wo es sich meistens um eine Gesamtauffassung handelt, weniger bei kürzeren Reihen, die ängere Zeit (5 Min.) behalten werden mußten.

Für die drei V.-PP. Ch., K., M. kann man das Endergebnis kurz zusammenfassen, indem man die Zahlen aus derselben Anzahl von Versuchsstunden vor und nach den Farbenübungen summiert, aneinanderstellt (für Ch. je 3 V.-St., für K. u. M. je 2 V.-St.):

	Kürzere Reihen:	Längere Reihen:
Ch.:	$\left(\frac{45}{6}+\frac{7}{6}\right)\rightarrow\left(\frac{54}{6}+\frac{5}{6}\right)$	$\left(\frac{41}{6}+\frac{30}{6}\right)\rightarrow\left(\frac{54}{6}+\frac{22}{6}\right)$
K.:	$\left(\frac{39}{4}+0\right)\rightarrow\left(\frac{37}{4}+\frac{2}{4}\right)$	$\left(\frac{34}{4}+\frac{25}{4}\right)\rightarrow\left(\frac{56}{4}+\frac{6}{4}\right)$
M.:	$\left(\frac{37}{4}+\frac{3}{4}\right)\rightarrow\left(\frac{35}{4}+\frac{3}{4}\right)$	$\left(\frac{18}{4}+\frac{28}{4}\right)\rightarrow\left(\frac{37}{4}+\frac{16}{4}\right)$

Aus dem Selbstbeobachtungsmaterial aller V.-PP. bei jeder Versuchsart muß hervorgehoben werden, daß bei der einprägenden Auffassung des Materials das Gesamtauffassen sich durch Übung entwickelt, und zwar wird die Einheit aus einer aktiv und künstlich ausgearbeiteten zu einer „gefühlten" und natürlich hervortretenden (auch bei der V.-P. K.); das Wiedererkennen bezieht sich mehr auf das Ganze, es wird auch immer unmittelbarer „gefühlt" und weniger auf undeutliche Erinnerungsvergleichungen gestützt.

Zmiany w wymiarach głowy u warszawskich żydówek. — Veränderungen in den Kopfdimensionen bei Warschauer Jüdinnen.

Mémoire

de M[lle] *M. LIPIEC*,

présenté par M. J. Talko-Hryncewicz m. c. dans la séance du 1 Avril 1912.

Vorliegende Arbeit beruht auf anthropometrischen, in Warschauer Wohltätigkeitsanstalten an Mädchen polnisch-jüdischer Herkunft niederer sozialer Schichten ausgeführten Messungen. Das Material besteht aus 7140 an 340 Individuen gewonnenen Maßen; darunter betreffen zirka 4000 Körperdimensionen und über 3000 Kopfdimensionen. Die ersteren wurden bereits in unserer Arbeit „Über das Wachstum der polnischen Jüdinnen“ (Mitteilungen der Anthropolog. Gesellsch, in Wien. 1912) behandelt; die letzteren wollen wir an dieser Stelle besprechen.

Die Technik und Methode, nach welcher die Messungen ausgeführt wurden, ist diejenige von Prof. Martin. Das Instrumentarium, dessen wir uns bedienten, besteht aus dem Martin'schen Anthropometer. Gleitzirkel und Tasterzirkel.

Unter den Dimensionen sind folgende in Betracht gezogen worden:

1. Kopflänge (größte) als Entfernung der *Glabella* von dem am meisten nach hinten hervorragenden Punkte der *Protuberantia occipitalis externa*.

2. Kopfbreite (größte) zwischen den am meisten seitwärts ausgeladenen Seitenwänden des Schädels.

3. Kopfhöhe, indirekt gewonnen durch Subtraktion der Tragushöhe über den Boden von der Scheitelhöhe (Körpergröße).

4. Kleinste Stirnbreite, als die kleinste Distanz zwischen den *Lineae temporales*.

5. Gesichtsbreite = größte Jochbogenbreite.

6. Gesichtshöhe = Entfernung von Nasion bis Gnation (Kinnpunkt).

7. Unterkieferwinkelbreite: Distanz zwischen den Gonions.

8. Nasenhöhe: von Nasion bis Nasengrund.

9. Nasenbreite: Entfernung zwischen den am meisten seitlich ausgeladenen Punkten der Nasenflügel.

Die Maße 1, 2, 4, 5, 7 wurden mit Hilfe des Tasterzirkels, das Maß 3 mit Hilfe des Anthropometers, die Maße 6, 8, 9 mit dem Gleitzirkel vorgenommen. Außer den absoluten Maßen wurden die die Beziehungen derselben zueinander berücksichtigt, darunter folgende: Längenbreitenindex, Längenhöhenindex, Breitenhöhenindex, Frontoparietalindex, Frontojugalindex, Cephalofacialindex, Gesichtsindex, Nasenindex, ferner $\frac{\text{Unterkieferwinkelbreite} \times 100}{\text{Jochbogenbreite}}$; $\frac{\text{Nasenhöhe} \times 100}{\text{Gesichtshöhe}}$ und $\frac{\text{Nasenbreite} \times 100}{\text{Gesichtsbreite}}$.

I. Die Kopfmaße, absolut und auf die Körpergröße bezogen.

1. Die Kopflänge wächst bei den polnisch-jüdischen Mädchen zwischen dem 10. und 19. Jahre um 9 mm, und zwar von 172 auf 181 mm. Die Zunahme (9 mm) beträgt 5% des definitiven Maßes, während die Körperdimensionen in derselben Periode sich um 20% vergrößern. Die Individualwerte variieren bei allen Kindern zwischen 160 und 194 mm. Der Vergleich der von Dudrewicz gemessenen polnisch-jüdischen Mädchen mit den unsrigen zeigt eine Übereinstimmung beider Gruppen bis auf ½ cm, indem die Warschauer Mädchen die unsrigen um ein paar mm überragen. Der Vergleich mit Mädchen anderer Herkunft (Schweizer Mädchen, gemessen von Schwerz, und amerikanische, gemessen von Boas) ergibt das gleiche Wachstumstempo der Kopflänge. Die größte Kopflänge zeigen die amerikanischen; bei den Schweizer Mädchen und den unsrigen ist sie durchschnittlich um ½ cm kleiner.

Bei Knaben ist die Kopflänge größer (durchschnittlich um 5 mm) als bei Mädchen; bei den Kindern aus New-York ist der Geschlechtsunterschied geringer, bei denjenigen aus Worcester und

Zürich größer; prozentuell beträgt er durchschnittlich zirka 2%. In der Wachstumsenergie kommt der Einfluß des Geschlechts nicht zum Ausdruck: die Kopflänge der Knaben vergrößert sich in demselben Verhältnis wie die der Mädchen. — Bei erwachsenen Juden beträgt der Geschlechtsunterschied in der Kopflänge bis 1 cm, also im Verhältnis zur Größe des Maßes durchschnittlich 4%, während der Geschlechtsunterschied in der Körpergröße 6—7% ausmacht. Die absolute Kopflänge schwankt bei den Juden verschiedener Gegenden zwischen 18 und 19 cm, bei den Jüdinnen zwischen 17½ und 18 cm.

2. Die relative Kopflänge, d. h. das Verhältnis der Kopflänge zur Körpergröße desselben Individuums, beträgt bei erwachsenen Jüdinnen 11·7% und schwankt individuell sehr wenig: zwischen '11·0 und '12·2. Der Einfluß des Alters auf dieselbe äußert sich durch das Sinken dieses Index zwischen dem 10. und 19. Jahr um 2·1 Indexeinheiten: von '13·8 auf '11·7, was 17% der mittleren Indexgröße ausmacht. Dieser Index sinkt bei anderen anthropologischen Gruppen in gleicher Weise. Rassenunterschiede in dem Wachstumsprozeß (hier durch das Sinken des Index ausgedrückt) sind also nicht zu verzeichnen. Der Rasseneinfluß auf die mittlere Indexgröße ist ganz deutlich: die größte relative Kopflänge zeigen die Kinder aus New-York, die kleinste die Schweizer Kinder; die jüdischen Mädchen nehmen eine Mittelstellung ein.

Der Geschlechtseinfluß auf die relative Kopflänge drückt sich durch das Überwiegen derselben im männlichen Geschlecht durchschnittlich um '0·35 aus, was 2·9% ausmacht. Ein Geschlechtsunterschied in den Altersveränderungen dieses Index läßt sich nicht nachweisen: in der einen Gruppe zeigt das männliche Geschlecht ein größeres Sinken des Index, in der anderen das weibliche Geschlecht.

Aus der Zusammenstellung der relativen Kopflänge der Juden verschiedener Gegenden ersieht man, daß diese im Mittel zwischen '11·8 und '11·1 variiert und bei den Frauen um ein weniges größer ist als bei Männern. Unsere Resultate widersprechen also dem bei den schweizerischen und den amerikanischen Kindern erhaltenen. Das von Elkind für polnische Jüdinnen erhaltene Mittel stimmt mit unserem vollständig überein, das von Rutkowski für polnische Jüdinnen gewonnene unterscheidet sich von unserem Mittel nur um '0·2.

3. Die größte Kopfbreite wächst zwischen dem 10. und 19. Jahr um 6 mm, was im Verhältnis zu ihrer Größe fast 4% ausmacht. Die Kopfbreite schwankt individuell zwischen $13^1/_2$ und 16 cm; das Mittel der Erwachsenen ist 151 mm.

Der Vergleich mit Kindern anderer Länder zeigt, daß die Kopfbreite der Mädchen 98% derjenigen der Knaben beträgt (Kinder aus Schaffhausen, Zürich, Worcester und New-York). Es ergaben sich keine Geschlechtsunterschiede in bezug auf die Gesamtzunahme der Kopfbreite. Der Rassenunterschied äußert sich in größerer Kopfbreite der polnisch-jüdischen und der Schweizer Mädchen den amerikanischen gegenüber; im Wachstumstempo zeigen sich keine Unterschiede.

Der Geschlechtsunterschied ist für erwachsene Juden viel größer als der bei Kindern gefundene; er beträgt bei verschiedenen Judengruppen 4 bis 7%. Die mittlere Kopfbreite beträgt bei Juden verschiedener Herkunft beim männlichen Geschlecht zirka $15^1/_2$ cm, beim weiblichen $14^1/_2$ bis 15 cm. Die Kopfbreite schwankt individuell bei erwachsenen Jüdinnen verschiedener Herkunft zwischen $12^1/_2$ und $16^1/_2$ cm.

4. Die relative Kopfbreite sinkt zwischen dem 10. und 19. Jahr von '11·8 auf '9·9; der Unterschied dieser zwei Indices beträgt 20% der Indexgröße. Individuell schwankt die relative Kopfbreite zwischen '9 und '11.

Die größte relative Kopfbreite besitzen die jüdischen Mädchen, die kleinste (um '1) die amerikanischen, die Schweizer Mädchen nehmen eine Mittelstellung ein. Alle Gruppen zeigen zwischen dem 10. und 19. Jahr eine Abnahme von '2; in bezug auf Altersveränderungen sind also keine Rassenunterschiede zu verzeichnen. Der Geschlechtsunterschied kommt in den Altersveränderungen nicht zum Ausdruck. Die relative Kopfbreite der Knaben ist kaum um ein paar Zehntel der Indexeinheit größer als bei den Mädchen.

Bei erwachsenen Juden überwiegt die relative Kopfbreite der Frauen diejenige der Männer, dementsprechend variieren die Individualwerte bei den ersteren zwischen '9 und '11, bei den letzteren zwischen '$8^1/_2$ und '$10^1/_2$. Die relative Kopfbreite beträgt bei den polnischen Jüdinnen von Elkind '9·7, bei den von uns gemessenen erwachsenen Jüdinnen '9·9.

5. Die absolute Kopfhöhe wächst von 110 auf 118 mm; die Zunahme beträgt 8 mm, was im Verhältnis zur Größe des de-

finitiven Maßes 7% ausmacht. Bei erwachsenen Jüdinnen variiert die absolute Kopfhöhe zwischen 10 und 13 cm.

Kinder anderer Länder zeigen dasselbe Wachstumstempo. Ein Geschlechtsunterschied in der Wachstumsenergie läßt sich nicht nachweisen. Bei den Schweizer Kindern beträgt die Zunahme auch 7% des definitiven Maßes, wie das bei unseren Mädchen der Fall war. Ein deutlicher Geschlechtsunterschied ist in den Mittelwerten desselben Alters wahrzunehmen: die absolute Kopfhöhe der Knaben überwiegt diejenige der Mädchen im Mittel je nach der Gruppe um 1½ bis 3%. Der Geschlechtsunterschied in der Kopflänge und Kopfbreite ist um zirka 1% kleiner.

Die Kopfhöhe der polnischen Jüdinnen von Elkind stimmt mit der von uns ermittelten vollständig überein, sogar die Individualwerte variieren in denselben Grenzen: zwischen 10 und 13 cm. Die Variationsbreite beträgt in unserer Gruppe 25% des Mittelwertes. Der Geschlechtsunterschied bei erwachsenen Juden macht 5% des Mittels aus, ist also viel größer als der bei den Kindern verschiedener Länder gefundene.

6. Die Kopfhöhe nimmt im Verhältnis zur Körpergröße zwischen dem 10. und 16. Jahr um '1·2 oder um 10% ab; vom 16. Jahr bis zum 19. wächst dieselbe ganz gering infolge des starken Wachstums der absoluten Kopfhöhe in dieser Periode. Ähnliches findet Schwerz an den Schaffhausener Kindern, bei welchen die relative Kopfhöhe nur bis zum 16. Jahr sinkt.

Die Individualwerte schwanken bei erwachsenen polnischen Jüdinnen zwischen '6 und '9; als Mittel kann '7½ angenommen werden.

Im Vergleich mit den Schweizer Mädchen zeigen die unsrigen in jedem Alter eine um '0·1 bis '0·5 Indexeinheiten kleinere relative Kopfhöhe. In bezug auf die Altersveränderungen lassen sich auch Rassenunterschiede nachweisen: die Schweizer Mädchen zeigen ein größeres Sinken des Index als die unsrigen. Der Geschlechtseinfluß äußert sich in größeren Maßen der relativen Kopfhöhe der Knaben im Vergleich mit derjenigen der Mädchen durchschnittlich um '0·2. Ein Geschlechtsunterschied in der Abnahme des Index zwischen dem 6. und 16. Jahr ist nicht zu verzeichnen.

Zwischen der Kopfhöhe der polnischen Jüdinnen von Elkind und derjenigen unserer erwachsenen Jüdinnen besteht ein geringer Unterschied von '0·3; die Variationsbreite ist bei den von uns ge-

messenen Individuen etwas kleiner. Der Geschlechtsunterschied ist diesbezüglich bei erwachsenen Juden von Elkind ganz gering; er beläuft sich auf '0·1, und zwar zugunsten der Frauen.

7. Die kleinste Stirnbreite wächst von 97 auf 102 mm, was im Verhältnis zur Größe des definitiven Maßes 4·4% ausmacht; die individuellen Werte schwanken zwischen 9 und 11 cm. Die Zunahme zwischen dem 1. und 14. Jahr beträgt nach den Angaben von Dudrewicz bei den jüdischen Kindern 15 mm, bei den polnischen 18 mm, was 14 bis 16% ausmacht. Die Zunahme zwischen dem 14. und 19. Jahr beträgt auf Grund unserer Angaben zirka 1%, folglich ist die Zunahme der Stirnbreite zwischen dem 1. und 19. Jahr kleiner (15%) als diejenige irgend welches Körpermaßes zwischen dem 10. und 19. Jahr (20%).

Die mittlere Stirnbreite der jüdischen Kinder weicht bei Dudrewicz von der von uns ermittelten in dem Maße ab, wie die Stirnbreite der polnischen Gruppe von der der jüdischen von Dudrewicz.

Aus der Zusammenstellung der kleinsten Stirnbreite der Kinder aus Zürich, Schaffhausen, New-York und Warschau ergibt sich, daß die größte Stirnbreite die Schweizer Kinder, die kleinste die amerikanischen und die polnischen besitzen; der Unterschied beträgt bis gegen ½ cm. Ein Rasseneinfluß auf das Wachstum der Stirnbreite ist nicht zu erkennen. Der Geschlechtsunterschied äußert sich im Überwiegen der Stirnbreite der Knaben über diejenige der Mädchen um 1% (1 bis 3 mm).

Die mittlere Stirnbreite variiert bei den Juden verschiedener Gegenden von 10·4 bis 11·9 cm; die kleinste Stirnbreite zeigen die Rigaer Juden, die größte die polnischen. Die Stirnbreite der polnischen Jüdinnen findet Elkind mit unseren identisch, diejenige der Jüdinnen aus Rogatschow ist ihnen ganz ähnlich.

Das Verhältnis der Kopfmaße.

1. Der Längenbreitenindex sinkt zwischen dem 10. und 19. Jahr um '0·7. Das Mittel der 19-jährigen beläuft sich auf '84·1; die Individualwerte variieren zwischen '77 und '92. Die Klassifikation ergibt, daß von unseren polnischen Jüdinnen nur 5% mesocephal, dagegen 42% hyperbrachycephal und mehr als die Hälfte brachycephal sind. Die große Frequenz der hyperbrachycephalen

Formen, so wie der hohe mittlere Index ('84·1) beweisen genügend die hohe und fast ausschließliche Brachycephalie der polnischen Jüdinnen.

Der mittlere Index der polnisch-jüdischen Kinder ist bei Dudrewicz fast in allen Jahrgängen kleiner als der für unsere Gruppen ermittelte, er liegt aber nur in der Klasse der brachycephalen Formen. Abweichend von unseren Resultaten und denen der meisten übrigen Autoren steigt der mittlere Index bei den jüdischen und den polnischen Kindern von Dudrewicz, was unwahrscheinlich vorkommt, wenn man sich das raschere Wachstumstempo der Kopflänge im Verhältnis zu demjenigen der Kopfbreite vergegenwärtigt. Der mittlere Index für polnische Kinder ist ebenso hoch, er schwankt in den verschiedenen Jahrgängen zwischen '82 und '84. Der Vergleich mit Kindern vieler anderer Länder zeigt, daß der Index bei einigen Gruppen unverändert bleibt, bei anderen in geringem Maße sinkt.

In der Größe des Index läßt sich bei verschiedenen anthropologischen Gruppen ein Unterschied wahrnehmen: die Kinder aus New-York und Worcester zeigen einen Index von '78 bis '80, sind also mesocephal, die Schweizer und die Warschauer Kinder brachycephal.

Der Geschlechtseinfluß äußert sich in der größeren Brachycephalie der Knaben bei fast allen Kindern; eine Ausnahme bildet die Gruppe aus Worcester, in welcher die Mädchen mehr brachycephal sind als die Knaben.

Der mittlere Längenbreitenindex beträgt bei Juden verschiedener Gegenden '80 (englische Juden) bis '87 (Juden aus Kaukasus). Juden aus Galizien, Königreich Polen, Litauen, Italien, Amerika besitzen einen Index von '81 bis '82. Die Juden sind also vom brachycephalen, je nach der Gegend verschieden stark ausgeprägten Typus: dies deutet darauf hin, daß sie von der Bevölkerung, unter welcher sie wohnen oder gewohnt haben, beeinflußt wurden. Daß eine Assimilation der Juden trotz aller religiösen Hindernisse stattfindet, ist nicht zu bezweifeln, und sie hat wahrscheinlich auch die Kopfform beeinflußt. Die Frage betrifft nur die Urform des Judenkopfes: dieselbe muß der theoretischen Überlegung gemäß brachycephal gewesen sein; wäre nämlich die Kopfform der Juden meso- oder dolichocephal gewesen, so wäre sie auch bei Mischung mit der dolichocephalen umgebenden Bevölkerung (z. B. Engländer)

mehr oder weniger dolichocephal geblieben; dolichocephale Juden finden wir aber nirgends, folglich mußten sie ursprünglich brachycephal gewesen sein.

Ein Geschlechtsunterschied in dem Längenbreitenindex ist bei erwachsenen Juden, ebenso wie bei Kindern verschiedener Länder nicht deutlich; auch hier sind in einigen Gruppen die Männer, in anderen die Frauen mehr brachycephal. Einige Autoren, unter ihnen auch Fishberg, sprechen die Meinung aus, daß die Frauen größere Tendenz zur Brachycephalie zeigen.

Eine zur Entscheidung der Frage, ob der Index zwischen dem 10. und 19. Jahr sinkt, durchgeführte Rechnung ergab für die 10- bis 15-jährigen einen größeren Prozentsatz der Hyperbrachycephalen als für die 15- bis 19-jährigen.

2. Der Längenhöhenindex wächst zwischen dem 10. und 19. Jahr von '64 auf '66, so daß im definitiven Zustand die Kopfhöhe genau $^2/_3$ der Kopflänge beträgt. Die Individualwerte variieren bei erwachsenen Jüdinnen zwischen '58 und '78. Die Variationsbreite ist ziemlich groß, sie beträgt bei den 19-jährigen 30% des Mittels.

Die Schweizer Kinder zeigen auch ein Wachstum des Index; dies sehen wir sowohl bei Knaben als auch bei Mädchen von Schaffhausen. Die Züricher Kinder zeigen merkwürdigerweise ein Sinken des Index. Diese Angabe steht im Widerspruch mit der bekannten Tatsache, daß die Kopfhöhe stärker wächst (Zunahme 7%) als die Kopflänge (Zunahme 5%), was ein Wachsen des Längenhöhenindex nach sich ziehen muß; dies wird auch durch unsere Angaben und diejenigen von Schwerz bestätigt.

Der Rassenunterschied in der Größe des mittleren Index ist ziemlich groß: die polnischen Jüdinnen zeigen den kleinsten Index; derjenige der Schweizer Kinder überwiegt ihn um '4 im Mittel. Der Geschlechtsunterschied beläuft sich auf '1 und drückt sich im Überwiegen der Mädchen über die Knaben (Schaffhausen) aus; bei den Züricher Kindern ist der Unterschied nicht deutlich. Trotz den Unterschieden im Mittel sind die Grenzwerte für die Schaffhausener Kinder ganz ähnlich denjenigen für polnisch-jüdische Kinder.

Das prozentuelle Verhältnis der mittleren Kopfhöhe zur mittleren Kopflänge, welches wir der allgemeinen Orientierung halber für erwachsene Juden ausgerechnet haben, zeigt ein Überwiegen

des Index der Männer über denjenigen der Frauen, was entweder auf die relativ geringere Kopfhöhe oder auf die relativ größere Kopflänge hindeutet; die absoluten Maße zeigen, daß das letztere stattfindet.

3. Der Breitenhöhenindex verändert sich zwischen dem 10. und 19. Jahr von '70 bis '77 in der Weise, daß kein deutliches Wachstum, resp. Sinken wahrgenommen werden kann. Auf Grund der bis jetzt gewonnenen Anhaltspunkte sollte dieser Index wachsen; wie wir uns überzeugt haben, wächst die Kopfhöhe schneller (7%) als die Kopfbreite, folglich sollte sie allmählich einen größeren Prozentsatz der Kopfbreite ausmachen. Das Schwankungsvermögen dieses Index ist sehr groß; der kleinste Index ist = '60, der größte = '90; die Variationsbreite beträgt also 40% des Mittels, welches = '75 bei polnischen Jüdinnen ist. Die Schweizer Kinder zeigen auch kein deutliches Steigen des Index; bei Knaben bleibt er vom 10. zum 19. Jahr unverändert, bei den Mädchen ist ein Steigen wahrzunehmen.

Der Rassenunterschied ist ziemlich groß: der Index ist bei den Schweizer Kindern im Mittel = '80, bei den jüdischen = '75. Unter den Schweizer Kindern zeigen ferner die Mädchen einen höheren Index als die Knaben, welcher Unterschied seinen Grund in der relativ geringeren Kopfbreite der ersteren hat.

Zum Vergleich berechneten wir den Index der Mittelwerte für erwachsene Juden von Elkind. Abgesehen von dem Unterschied, der zwischen dem Index der Mittelwerte und dem Mittelwert der Indices besteht, ist eine große Abweichung der Resultate von Elkind von den unsrigen zu verzeichnen: der Index ist bei den polnischen Jüdinnen von Elkind um '6 größer als bei den unsrigen. Der Unterschied ist durch die absolut kleine Kopfbreite bei den Jüdinnen von Elkind bedingt.

4. Der transversale Frontoparietalindex (Verhältnis der kleinsten Stirnbreite zur größten Kopfbreite) wächst von '67 auf '68; das Wachstum zwischen dem 10. und 19. Jahr beträgt genau $1^1/_2$%. Die Individualwerte schwanken zwischen '61 und '74, die Stirnbreite beträgt also in den äußersten Fällen $^3/_5$ bis $^3/_4$ der Kopfbreite. Die Variationsbreite macht somit 18% des Mittels aus. Auch Schweizer Kinder zeigen eine Zunahme des Index, aber das Wachstum ist für Schweizer Mädchen doppelt so groß wie bei unseren Mädchen. Ferner ist ein Rassenunterschied in der Größe

des Index zu verzeichnen: die Schweizer Mädchen haben einen höheren Index als die jüdischen (Differenz ′3 bis ′4), was durch eine etwas größere Kopfbreite und viel kleinere Stirnbreite bei den letzteren bedingt wird.

Der Geschlechtsunterschied äußert sich im Überwiegen des Index bei den Mädchen im Vergleich mit dem der Knaben durch die absolut kleinere Kopfbreite der ersteren.

Die Zusammenstellung der Indices ergibt ein Überwiegen der Werte für polnische Jüdinnen von Elkind, dementsprechend ist auch die Variationsbreite in der Richtung der höheren Werte verschoben.

Die Juden von Elkind und Jakowenko übertreffen die Jüdinnen um ein Weniges.

III. Gesichtsmaße.

1. Die größte Jochbogenbreite zeigt zwischen dem 10. und 19. Jahr eine Zunahme von 14 mm, was 10·6% ihrer Größe ausmacht. Die mittlere Jochbogenbreite beträgt bei den 19-jährigen 132 mm; die individuellen Werte variieren zwischen 12 und 14 cm. Der Vergleich mit den Warschauer Kindern von Dudrewicz ergibt eine Übereinstimmung mit den unsrigen in bezug auf das Wachstumstempo; in bezug auf die Größe der Werte übertreffen unsere Mädchen diejenigen von Dudrewicz um $^1/_2$ cm.

Unter den Kindern verschiedener Länder zeigen die Züricher Mädchen die größte, die polnischen Mädchen aus Warschau die kleinste Gesichtsbreite; unsere jüdischen Mädchen nehmen eine Mittelstellung ein. Das Wachstumstempo ist bei Kindern verschiedener Länder ein ähnliches: zwischen dem 10. und 14. Jahr beträgt die Zunahme doppelt so viel als zwischen dem 14. und 19. Jahr. Die Wachstumsenergie ist also ähnlich wie bei den Kopfmaßen: je später das Alter, desto kleiner ist sie.

Ein Geschlechtsunterschied drückt sich im Wachstumstempo nicht aus, wohl aber in der Größe der Mittelwerte: die Knaben übertreffen die Mädchen in jedem Alter durchschnittlich um 2 mm.

Die mittlere Jochbogenbreite variiert bei den Jüdinnen verschiedener Gegenden zwischen $12^1/_2$ und 13 cm; Jüdinnen aus der Ukraine haben eine mittlere Jochbogenbreite von nur 11 cm.

Die Gesichtsbreite der Juden ist um 7 mm größer als diejenige

der Jüdinnen; prozentuell bildet es 5%. Die Gesichtsbreite der polnischen Juden unterscheidet sich von derjenigen der Polen beim weiblichen Geschlecht gar nicht, beim männlichen ganz wenig.

2. Die relative Gesichtsbreite, d. h. das prozentuelle Verhältnis der absoluten Gesichtsbreite zur Körpergröße, sinkt zwischen dem 10. und 14. Jahr von '9½ auf '8⅓; von nun an verändert sie sich nicht. Die Abnahme ist ziemlich stark, sie beträgt fast 12% des definitiven Mittels. Individuell schwankt die relative Gesichtsbreite um 20%, z. B. bei den 19-jährigen zwischen '7½ und '9½.

Die Schweizer Kinder zeigen dieselbe Abnahme wie unsere Mädchen, auch läßt sich kein Geschlechtsunterschied in bezug auf die Altersveränderungen wahrnehmen. Die jüdischen Mädchen besitzen eine etwas größere relative Gesichtsbreite als die Schweizer Mädchen. Die relative Gesichtsbreite der Schweizer Knaben ist etwas ('0·1 bis '02) größer als diejenige der Mädchen.

Die relative Gesichtsbreite der polnischen Jüdinnen von Elkind und unserer 19-jährigen ist ganz gleich; sogar die individuellen Schwankungen sind ganz ähnlich.

Dieser Index ist bei Juden aus Südrußland und Weißrußland ganz ähnlich. Bei erwachsenen Juden ist der Geschlechtsunterschied ganz gering ('0·1 bis '0·2) und einen höheren Index zeigen hier die Frauen.

3. Die absolute Gesichtshöhe (nach anderen Autoren „Gesichtslänge") wächst zwischen dem 10. und 19. Jahr um 14 mm, was 12% des Mittels ausmacht. Das hier gefundene Wachstumstempo ist größer als bei anderen Gesichtsmaßen, mit Ausnahme der Nasenlänge. Der Mittelwert der Gesichtshöhe beträgt für erwachsene Jüdinnen 11·3 cm; die Individualwerte schwanken zwischen 10·2 und 12·7 cm. Die Variationsbreite ist mittelmäßig groß, sie beträgt 14 bis 22% des Mittelwertes in den verschiedenen Jahren.

Rassenunterschiede sind in der Gesichtshöhe deutlich: die Schweizer Kinder zeigen die größte Gesichtshöhe, die kleinste — die englischen Kinder von Boas; die Kinder aus Warschau nehmen eine Mittelstellung ein. Die größte Differenz bei Kindern verschiedener Länder beläuft sich auf 1 cm. Der Geschlechtseinfluß äußert sich in den Mittelwerten, welche bei den Knaben um 2% größer sind als bei den Mädchen; das Wachstumstempo ist bei beiden Geschlechtern gleich.

Die mittlere Gesichtshöhe für polnische Jüdinnen von Elkind weicht von unseren Maßen nur um 1 mm ab; die Grenzwerte sind auch ganz ähnlich den von uns gefundenen. Das Mittel für Polinnen ist viel kleiner als dasjenige für polnische Jüdinnen.

Die Juden verschiedener Gegenden unterscheiden sich in der Gesichtshöhe um $^1/_2$ cm; das Mittel beträgt je nach der Gruppe $11^1/_2$ bis 12 cm. Der Geschlechtsunterschied beläuft sich bei erwachsenen Juden je nach der Gruppe auf 4 bis $7^0/_0$.

4. Die relative Gesichtshöhe fällt zwischen dem 10. und 16. Jahr von '8 auf '7·2; diese Abnahme beträgt $10^0/_0$ des definitiven mittleren Index. Die Individualwerte variieren bei den Erwachsenen zwischen '6·7 und '8. Eine ähnliche Abnahme läßt sich bei Schweizer Kindern nachweisen, nämlich '0·8, was auch prozentuell beiläufig ebenso viel ausmacht, wie bei uns, so daß in bezug auf die Größe dieses Index keine Rassenunterschiede zu verzeichnen sind. Ein kleiner Unterschied zwischen der rel. Gesichtshöhe der Knaben und der Mädchen läßt sich konstatieren. Die relative Gesichtshöhe bei Jüdinnen verschiedener Gegenden ist der von uns ermittelten ganz ähnlich ('7·2 bis '7·4).

5. Der Gesichtsindex $\left(\frac{\text{Gesichtshöhe} \times 100}{\text{Gesichtsbreite}}\right)$ steigt von '81 auf '86, was im Verhältnis zur Größe des Mittels der 19-jährigen $6^0/_0$ ausmacht. Dieser Index variiert stark, nämlich in den Grenzen '79 und '95. Bei verschiedenen anthropologischen Gruppen zeigt er verschiedenes Wachstum. Den höchsten Index zeigen die Schweizer Kinder, den kleinsten die Warschauer Kinder; die Unterschiede in den verschiedenen Jahrgängen belaufen sich auf '7.

Die polnischen Jüdinnen gehören dem chamäprosopen Typus an. Die Jüdinnen verschiedener Länder unterscheiden sich im mittleren Gesichtsindex um '10 (von '85 bis '95). Jüdinnen aus Galizien, Rogatschow und der Ukraine sind leptoprosop.

Gesichtsindex II $\left(\frac{\text{Gesichtsbreite} \times 100}{\text{Gesichtshöhe}}\right)$. Wie zu erwarten war, ist dieser Index größer als 100; er beträgt bei den 10-jährigen '120, bei den 19-jährigen '117. Individuell variiert er zwischen '105 und '129.

6. Die Nasenhöhe wächst von 46 auf 54 mm; die Zunahme bildet $18^0/_0$ des Mittels. Die Nasenhöhe zeigt also unter allen Ge-

sichtsmaßen die größte Wachstumsenergie, ähnlich nur derjenigen der Körperdimensionen. Als minimale Nasenhöhe bei den 19-jährigen ist 45, als maximale 60 mm aufzufassen.

Rassenunterschiede sowohl in bezug auf die Größe der Mittelwerte in demselben Alter, als auch in bezug auf das Wachstumstempo sind keine zu verzeichnen. Die Nasenhöhe zeigt die gleiche Zunahme bei den Schweizer Mädchen und den jüdischen Mädchen. Ein Geschlechtsunterschied ist ziemlich deutlich: die Knaben übertreffen die Mädchen in der Nasenhöhe um 4%, auch zeigen sie eine größere Zunahme, da bei ihnen zwischen dem 16. und 19. Jahr ein Wachstum stattfindet.

Die mittlere Nasenhöhe der Jüdinnen verschiedener Gegenden variiert zwischen 47 und 53 mm. Die größte Nasenhöhe besitzen polnische Jüdinnen, die kleinste Jüdinnen aus den Vereinigten Staaten; Verschiedenheit in der Herkunft kann hier nicht von Bedeutung sein, da polnische Jüdinnen von Elkind von den unsrigen ebenso verschieden sind wie die Jüdinnen aus Rogatschow und den Vereinigten Staaten untereinander.

7. Die Nasenbreite wächst von 28 auf 32 mm; die Zunahme bildet 12% des Mittels; das Wachstumstempo ist also ähnlich demjenigen der Gesichtshöhe. Die Individualwerte variieren bei den 19-jährigen zwischen 28 und 37 mm. Trotz der absolut geringen Größe beträgt die Variationsbreite 25% des Mittels.

Die mittlere Nasenbreite der Schweizer Mädchen übertrifft diejenige der jüdischen Mädchen um 1 bis 2 mm in jedem Alter; im Wachstumstempo sind keine Rassenunterschiede zu verzeichnen. Ein Geschlechtseinfluß ist dagegen deutlich: die Knaben zeigen eine Zunahme zwischen dem 16. und 19. Jahr, während Mädchen (nach unseren zu schätzen) kein Wachstum in dieser Periode aufweisen. Daraus resultiert ein Geschlechtsunterschied bei Erwachsenen, obwohl er bei Kindern nicht vorhanden war.

Die mittlere Nasenbreite der erwachsenen Jüdinnen verschiedener Gegenden variiert nicht stark: zwischen 31 und 33 mm. Die polnischen Jüdinnen von Elkind zeigen eine ganz ähnliche Nasenbreite (32 mm) wie unsere 19-jährigen Jüdinnen. Bei diesen Gruppen beträgt die kleinste Nasenbreite überhaupt $2^1/_2$ cm, die größte 43 mm.

Der Geschlechtsunterschied beläuft sich bei erwachsenen Juden auf 1 bis 3 mm, was 3 bis 9% des Mittels ausmacht. Die mittlere

Nasenbreite variiert bei Männern mehr als bei Frauen, sie beträgt 32 bis 36 mm je nach der Gruppe.

8. Nasenindex. Obwohl die Nasenbreite langsamer wächst als die Nasenlänge, läßt sich ein Sinken des Nasenindex zwischen dem 10. und 19. Jahr nicht nachweisen. Die Nasenbreite beträgt in den verschiedenen Jahrgängen zirka 61% der Nasenhöhe; individuell variiert der Index zwischen '50 und '77; die Nasenbreite beträgt also in den äußersten Fällen $^1/_2$ bis $^3/_4$ der Nasenhöhe.

Bei den Schweizer Kindern sinkt der Index; bei den 19-jährigen Knaben ist er so groß wie bei unseren 19-jährigen Jüdinnen. Die Nasenbreite der Schweizer Mädchen ist relativ zu ihrer Nasenhöhe größer als bei den jüdischen Mädchen. Ein Geschlechtsunterschied in der Größe des Index ist nicht vorhanden. Auch bei erwachsenen Juden läßt sich nichts Sicheres in dieser Beziehung sagen; bei einigen Gruppen zeigt das männliche Geschlecht, bei anderen das weibliche einen größeren Index.

Nach der Klassifikation von Elkind finden sich unter den polnischen Jüdinnen mesorhine Typen nur in 4%, den Rest bilden leptorhine und hyperleptorhine in gleichem Prozentsatz. Nach der Klassifikation von Prof. Martin zeigen unsere Jüdinnen 66% der leptorhinen, 6% der mesorhinen und 28% der hyperleptorhinen Typen.

Ein Einfluß des Alters auf die Nasenform, der im Nasenindex nicht deutlich ausgesprochen war, tritt bei Berechnung des Prozentsatzes der Nasentypen für 5 jüngere und 5 ältere Jahre zutage: der Prozentsatz der Leptorhinen wächst mit dem Alter.

9. Die Nasenhöhe im Verhältnis zur Gesichtshöhe wächst zwischen dem 10. und 19. Jahr um eine halbe Indexeinheit. Dieses Resultat ergibt sich nicht nur aus dem Unterschied zwischen dem Mittelwert der 19- und der 10-jährigen, sondern auch (was zuverlässiger ist) aus dem Unterschied zwischen dem Mittel der 5 ersten und der 5 letzten Jahrgänge. Das definitive Mittel beläuft sich auf '47$^1/_2$, mithin gleicht die Nasenhöhe fast der halben Gesichtshöhe; in den äußersten Fällen bildet sie $^2/_5$ bis 57% der Gesichtshöhe.

Dieser Index variiert bei Jüdinnen verschiedener Gegenden ziemlich stark: von '42 (Jüdinnen aus Rogatschow) bis '47 (polnische Jüdinnen).

10. Die Unterkieferwinkelbreite („untere Gesichtsbrei-

te" mancher Autoren) wächst am wenigsten von allen Gesichtsdimensionen, ihre Zunahme beträgt nur 6%, indem der Mittelwert von 8·8 auf 9·4 cm steigt. Das Wachstum findet nur zwischen dem 10. und 14. Jahr statt. Individuell variiert diese Dimension bei Erwachsenen zwischen $8^1/_2$ und $10^1/_2$ cm. Die polnischen Jüdinnen von Elkind zeigen denselben Mittelwert wie unsere Jüdinnen.

Die Unterkieferwinkelbreite der Juden verschiedener Gegenden variiert im Mittel zwischen 9·8 und 10·9 cm.

Unter den von uns untersuchten Gesichtsmaßen stehen der Größe nach Stirnbreite und Unterkieferwinkelbreite einander am nächsten, die erstere ist im Mittel um 8 mm größer als die letztere.

11. Die Unterkieferwinkelbreite im Verhältnis zur Jochbogenbreite beträgt bei den 10-jährigen '75, bei den 19-jährigen nur '71; individuell variiert dieser Index zwischen '65 und '78.

12. Die Nasenbreite im Verhältnis zur Gesichtsbreite wächst von '23 auf '25, sie bildet also bei Erwachsenen zirka $^1/_4$ der Gesichtsbreite.

IV. Beziehungen zwischen Kopfmaßen und Gesichtsmaßen.

1. Der Jugofrontalindex (Verhältnis der kleinsten Stirnbreite zur Jochbogenbreite) sinkt zwischen dem 10. und 19. Jahr um 6 Indexeinheiten, nämlich von '83 auf '77; er variiert individuell bei erwachsenen Jüdinnen zwischen '70 und '83.

Der Vergleich mit Schweizer Kindern zeigt, daß zwischen dem 10. und 19. Jahr in beiden Gruppen ein Sinken des Index stattfindet. Ein Rassenunterschied tritt in einem deutlichen Überwiegen der Mittelwerte bei den Kindern von Schaffhausen zutage; bei ihnen ist die Stirnbreite im Verhältnis zur Jochbogenbreite größer als bei den jüdischen Mädchen.

2. Der transversale Cephalofacialindex (Verhältnis der Jochbogenbreite zur größten Kopfbreite) beträgt bei den 10-jährigen '82, bei den 19-jährigen '87; die Zunahme ist = 6% des definitiven Wertes. Die Individualwerte betragen '74 als Minimum und '93 als Maximum bei den 19-jährigen. Der Vergleich ergibt ein rascheres Wachstum des Index bei Schweizer Kindern; ferner sind die Mittelwerte der Schweizer Mädchen in jedem Alter höher als diejenigen der jüdischen Mädchen.

Resultate.

I. Einfluß des Alters:

a) auf absolute Dimensionen:

1) Zunahme der Kopfdimensionen: 4 bis 7%,

2) Zunahme der Gesichtsdimensionen: 6 bis 18%,

b) auf Kopf und Gesichtsdimensionen im Verhältnis zur Körpergröße: das Sinken der Indices beträgt 10 bis 20%,

c) auf das Verhältnis der Kopf- und Gesichtsdimensionen zueinander: einige Indices steigen, andere sinken.

II. Einfluß der Rasse und des Geschlechts:

a) Teils große, teils kleine Rassen- und Geschlechtsunterschiede treten in den Kopf- und Gesichtsmaßen der Kinder desselben Alters auf.

b) Keine Rassen- und Geschlechtsunterschiede lassen sich in bezug auf die Wachstumsenergie der Kopf- und Gesichtsdimensionen nachweisen; diese wachsen bei polnischen, amerikanischen, jüdischen u. a. Kindern, sowie bei Mädchen und Knaben (mit Ausnahme der Nasenhöhe) gleich schnell.

O glonach planktonowych niektórych jezior jawańskich, z uwzględnieniem glonów Sawy. — Das Phytoplankton einiger javanischer Seen mit Berücksichtigung des Sawa-Planktons.

Mémoire

de Mlle **JADWIGA WOŁOSZYŃSKA,**

présenté par M. M. Raciborski m. c. dans la séance du 3 Juin 1912.

(Planches XXXIII—XXXVI).

I. Einleitung.

Herr Prof. M. Raciborski hat während seines Aufenthaltes auf Java außer Phanerogamen, Pteridophyten, Bryophyten and Pilzen, auch Algen, vorwiegend in d. J. 1899—1900, gesammelt. Das sehr ansehnliche Material, welches die algologische Sammlung des Herrn Prof. M. Raciborski umfaßt, besteht zu einem Teil aus Desmidien, zum anderen aus Planktonproben, welche von einer Reihe javanischer Seen und von mit Wasser überschwemmten Reisfeldern, den sog. Sawa entnommen wurden. Den zuerst genannten Teil der Sammlung hat Prof. R. Gutwiński zum großen Teil bearbeitet und die Resultate seiner Untersuchungen veröffentlicht u. d. T.: „De algis a dre M. Raciborski anno 1899 in insula Java collectis" (Bull. Int. de l'Académie des Sciences de Cracovie, 1902). Er hat viele neue Arten und Varietäten aufgestellt und in reichlichem Maße zur Aufklärung der algologischen Verhältnisse von Java beigetragen. Gleichsam als Ergänzung dieser Arbeit habe ich die Bestimmung des Planktonmaterials übernommen. Herr Prof. M. Raciborski hat sich noch auf Java mit dieser Algengruppe beschäftigt und seine Beobachtungen in Notizen und Zeichnungen niedergelegt.

Für das ausgezeichnet konservierte Material, die Zeichnungen, Notizen und die wertvollen Ratschläge, die Herr Prof. M. Racibor-

ski mir immer mit größter Bereitwilligkeit erteilte, will ich Ihm an dieser Stelle meinen tiefempfundenen Dank aussprechen.

II. Allgemeiner Teil.

In meinen Untersuchungen habe ich mir zur Hauptaufgabe gemacht, einerseits möglichst viele Vergleichungspunkte zwischen der Planktonvegation Javas und derjenigen der Tropen (Afrika, Australien), sowie der kälteren Zone (Europa) nachzuweisen, andererseits nach Berücksichtigung aller gemeinsamen Merkmale den spezifischen Charakter des javanischen Planktons möglichst klar und deutlich hervorzuheben. Es erscheint mir aber als recht zweifelhaft, ob man bei den Planktonalgen mit Recht vom Endemismus sprechen darf. Je mehr sich die diesbezüglichen genauen Untersuchungen über alle Erdteile erstrecken, um so geringer wird die Zahl der für gewisse Gegenden charakteristischen Planktonalgen. Es tritt immer klarer hervor, daß die Planktonalgen vorwiegend Kosmopoliten sind, und es bleibt nur zu wünschen übrig, daß sich die Grenzlinien wenigstens zwischen so verschiedenen klimatischen Zonen, wie die polare, die gemäßigte und die tropische bestimmen lassen.

Als charakteristisch für die tropischen Gewässer möchte ich in erster Reihe das Auftreten der *Anabaena*-Arten (aus der Gruppe der Cyanophyceen) anführen, welche durch endständige Heterocysten ausgezeichnet sind; ich glaube nicht fehlzugehen, indem ich alle dieses Merkmal tragenden Arten zu einer besonderen Gruppe vereinige und mit dem Namen *Anabaenopsis* belege. Ferner wären einige Peridinien und je einige Vertreter anderer Algengruppen als charakteristisch anzusehen. Ob aber diese Auffassung sich mit der Zeit nicht als falsch erweisen wird, wie es sich in der verhältnismäßig kurzen Zeit, seitdem Planktonuntersuchungen der Süßwasser in Angriff genommen worden sind, ereignet hat, ist eine Frage der Zukunft. Ich ziehe es deshalb vor, mich aller diesbezüglichen allgemeinen Behauptungen zu enthalten, und will mich auf die Feststellung bloßer Tatsachen beschränken.

Von den typischesten Planktonfaktoren habe ich das Auftreten folgender festgestellt: *Attheya Zachariasi*, *Rhizosolenia morsa*, *Rhiz. stagnalis*, *Asterionella gracillima*, *Dinobryon*, *Chodatella longiseta*, *Chod. subsalsa*, *Lagerheimia genevensis* und außerdem eine ganze

Reihe anderer, welche in den nachfolgenden ausführlichen Zusammenstellungen genannt werden. Auffallend ist das Fehlen von *Tabellaria*, *Fragilaria*, *Cymatopleura* und *Coelosphaerium*.

Das Plankton des die Reisfelder bedeckenden Wassers, der sog. Sawa, hat einen eigenen, teils sumpf-, teils teichartigen Charakter. Außer *Pandorina* und *Eudorina* treten hier in massenhafter Entwicklung *Stephanodiscus Zachariasi*, an anderen Stellen wiederum *Schroederia setigera*, *Richteriella botryoides*, *Centratractus belanophora*, *Peridinium umbonatum v. papilliferum*, *Gloiotrichia* u. s. w. auf. Zu den häufigsten, die Sawa besiedelnden Algen gehören: *Tetrasporidium*, *Hydrodictyon*, *Nostoc*, *Spirulina*, *Lyngbya* und die zu höheren Algen gehörenden *Cladophora*, *Stigeoclonium*, *Oedogonium*, *Spirogyra*, nebst anderen.

Über die geographische Lage der im folgenden zitierten Wasserbehälter hat mir Herr Prof. M. Raciborski folgendes mitgeteilt.

1) Sultanat Soerakarta (Solo) in Mitteljava am Südfuß des Vulkans Merapi. Hier liegen unweit der Eisenbahnstation Klaten die exploitierten Teiche in Demangan; hier wurde auch das Material in den Sawafeldern Wedi, Mipitan, Gajamprit gesammelt.

2) Residenzschaft Preanger in Westjava. Das Plankton war gesammelt in den großen Seen nördlich von Garoet bei Bagendit, in etwa 700 m Meereshöhe, dicht am Fuß des Gunung Guntur; weiter im Telaga warna (1400 m), mitten im Urwalde, an der Paßhöhe zwischen Buitenzorg und Sindanglaja; endlich in Tjibodas (1300 m).

3) Residenzschaft Batavia. In der warmen Niederung liegen die Teiche der Umgebung von Depok und Buitenzorg 50 bis 150 m ü. d. M. Es sind Tjitajam, Ratoedjaja, Depok (dicht neben der von Besuchern Buitenzorgs so oft besuchten Dschungelfläche), sowie Tjibenong.

Plankton der Teiche.

Rawa Demangan.

(Oberfläche von 200 ha).

„Auf dem Territorium der Unternehmung Demangan, an der Stelle, wo zwischen den jungmiozänen Kalkhügeln im Norden, aus äl-

teren Gesteinen sich aufbauenden Hügeln im Osten und niedrigen Nummuliten-Hügeln im Süden, die Abwässerung verschlammt wurde, haben sich im Verlaufe der letzten fünf Jahre die Sawa mit jedem Jahr mehr mit Wasser bedeckt, so daß heute dort ein bis 1 km breiter, 6—8 Fuß tiefer See entstanden ist, an welchem an seichteren Stellen die alten Galangans, niedrige Grenzdämme der Reisfelder, noch sichtbar sind, und welcher ringsum von den Sawas umgeben ist, die weit in den See hineinragen. Das Wasser des Sees ist ziemlich unrein, die Befunde des Planktonnetzes ergeben eine Unmenge von Schwimm- und Schwebeorganismen, welche eine nähere Untersuchung lohnen, da hier eine sehr interessante Planktonflora haust." (Aus den Notizen des Herrn Prof. M. Raciborski).

Der See Demangan ist ein künstlicher, seichter, aber eine bedeutende Fläche einnehmender Wasserbehälter, welcher eine ausschließlich aus Planktonorganismen bestehende Flora birgt. Als Hauptvertreter dieser üppig entwickelten Vegetation treten vorwiegend Cyanophyceen auf, welche eine Wasserblüte bewirken, außerdem *Peridinium (Peridiniopsis) Treubi*, massenhaft entwickelt. Hie und da begegnet man Chlorophyceen. Ihr originelles Gepräge verdankt diese Planktonvegetation Algen aus der Gruppe der Cyanophyceen, in erster Linie *Anabaena circularis v. javanica* und *Anabaena Raciborskii*, wie auch *Oscillatoria Raciborskii*.

Anabaena circularis v. javanica erinnert lebhaft an den afrikanischen See Tanganyika, obwohl sie in Demangan nicht so massenhaft auftritt, wie dies für den afrikanischen See aus der Beschreibung und den Photographien von G. S. West[1]) ersichtlich ist. Sie ist eine scharf charakterisierte Art, worüber unten näheres folgt; sie ist hier die ausschließlich dominierende Form, indem sie im Gegensatz zum Tanganyika-See, nicht in Begleitung von *Anabaena flos-aquae* auftritt, häufig im sporenbildenden Zustand. Ihr ringförmiger Bau und die endständigen Heterocysten sind sehr auffallend und verleihen dem Plankton ein charakteristisches Aussehen.

Nicht minder charakteristisch, aber wegen ihrer Kleinheit leicht zu übersehen ist eine zweite *Anabaena*-Art, *A. Raciborskii*. Ihre

[1]) G. S. West: Report on the Freshwater Algae, including Phytoplankton of the Third Tanganyika Expedition conducted by Dr W. A. Cunnigton, 1904—1905, in Linnean Society's Journal, Bot., vol. XXXVIII, October 1907.

kurzen, feinen Fäden, von kegelförmigen Heterocysten begrenzt, verlieren sich zwischen anderen Planktonkomponenten; etwas auffälliger sind die spiral zusammengedrehten Exemplare, welche aber selten vorkommen. Sporen konnte ich leider keine bemerken; sie werden wahrscheinlich in einem anderen Zeitabschnitt gebildet. Ich betrachte *A. Raciborskii* als eine mit *A. Tanganyikae* G. S. West nächstverwandte Form.

Anabaena sphaerica ist identisch mit der von West aus dem Nyassa-See beschriebenen *A. sphaerica f. tenuis*.

Außer den Cyanophyceen kommt *Peridinium (Peridiniopsis) Treubii* sehr häufig, und zwar in zwei Varietäten, einer kleineren und einer größeren, vor; es steht der *Peridiniopsis Cunningtoni* aus dem Nyassa-See nahe.

Ein weiterer Zug, den Rawa Demangan mit den afrikanischen Seen gemeinsam hat, ist das häufige Auftreten von *Pediastrum simplex*, wogegen *Pediastrum duplex* seltener vorkommt.

Überhaupt sind einzellige Chlorophyceen selten; häufiger erscheinen nur *Actinastrum Hantzschi*, *Rhaphidium polymorphum*, *Schroederia setigera*, *Tetraëdron minimum*. *Chodatella longiseta* und andere Algen dieser Gruppe sind sehr selten. — Zu den häufigen Diatomeen gehört *Melosira granulata*, deren Fäden immer mehr oder weniger bogenförmig gekrümmt sind. Hie und da treten auf: *Synedra Ulna v. longissima*, *S. Ulna v. splendens f. javanica*, *Nitzschia Closterium*, *Surirella lata*, welche auch im Tanganyika-See vorkommt. Nicht selten ist *Trachelomonas*.

Quellenteich Demangan.

„Ein kleiner Teich mit heiligen Schildkröten, 2 m tief, inmitten einer Kalkformation; das Wasser durchsichtig. An seinen Ufern erhebt sich ein Riesenficus, dessen Schatten weithin reicht und zwischen dessen Wurzeln ein altertümliches Säulenbild eines Elephanten steht, welches aus altindischer Zeit stammt.“ (Notiz des H. Prof. Raciborski).

Das Plankton ist sehr arm. Zwischen einem Detritus von organischer und anorganischer Herkunft kommen wenige Cyanophyceen, wie *Oscillatoria princeps* und *Spirulina Gomontii*, einige Desmidiaceen, wie *Micrasterias foliacea*, *M. alata*, *Staurastrum Wildemani* u. s. w. vor. Überraschend ist das Auftreten von zwei *Rhizosolenia*-Arten: *Rh. morsa* und *Rh. stagnalis*; außerdem kommen

hie und da *Melosira granulata*, *Pediastrum simplex*, *Peridinium Raciborskii*, *Dinobryon Sertularia* vor. Selten werden Exemplare von *Cerataulus* angetroffen, der natürlich nicht zum Plankton gehört.

Sitoe Bagendit bei Garoet (1900).

Das untersuchte Material stammt aus einer Reihe von Seen aus der Umgebung von Garoet. Plankton reichhaltig, aber eintönig, infolge einer durch *Microcystis flos-aquae* verursachten Wasserblüte. Außer *Microcystis* kommt durch starke Entwicklung *Aphanothece* zur Geltung, deren oft wallnußgroße Kolonien, von reichlichem Schleim zusammengehalten, auf der Wasseroberfläche schwimmen. Dadurch wird die geringe quantitative Entwicklung der übrigen Planktonflora erklärt, welche aber durch eine große Zahl von Arten repräsentiert, in qualitativer Hinsicht von Bedeutung und Interesse ist, indem die sie zusammensetzenden Arten sich zu einer besonderen Planktongruppe vereinigen. Dies wären *Crucigenia apiculata*, welche in Europa und in Amerika im Erie-See[1]) vorkommt, *Chodatella subsalsa*, welche gleichfalls aus den europäischen Seen und aus dem afrikanischen Tanganyika See bekannt ist und auch hier wie dort zu den häufigeren Planktonorganismen gehört. Selten ist *Hariotina reticulata*, welche in kleinen, am häufigsten aus vier Zellen zusammengesetzten Kolonien vorkommt. Dasselbe kann auch von *Oocystis* gesagt werden. *Lagerheimia genevensis* habe ich hier nur einmal bemerkt. Von Desmidien ist *Staurastrum* nicht selten.

Telaga warna (Schillernder See). 23. XII. 1899.

Ein kleiner Kratersee (1400 m üb. d. Meeresniveau), in einem Paß oberhalb Buitenzorg gelegen, durch Ausfüllung eines erloschenen Kraters mit Wasser entstanden. Seine Oberfläche schillert in schönem Farbenspiel, indem sie von blau über hellgrün in schwarz übergeht; daher der Name. Das Plankton ist sehr reichhaltig aber eintönig. Seine Hauptfaktoren sind *Botryococcus Brauni* und *Peridinium Gutwińskii*. Von den Diatomeen kommt *Synedra Acus* vor. *Ceratium Hirundinella* kommt hier in sehr veränderlicher Gestalt, jedoch nicht häufig vor.

[1]) Julia W. Snow: The plankton algae of lake Erie 1903. U. S. Commission of fish and fisheries).

Tjibodas. XII. 1899.

Plankton sehr arm, hauptsächlich aus Felsendetritus bestehend. Hie und da *Melosira granulata*, *Cyclotella*, *Anabaena* (steril), *Actinastrum Hantzschi* (sehr klein), *Ceratium Hirundinella*, *Scenedesmus quadricauda*. Inmitten dieser ärmlichen Planktonvegetation tritt *Attheya Zachariasi* auf.

Sitoe Ratoedjaja bei Tjitajam (bei Buitenzorg). 19. XII. 1900.

Das Plankton ist reich an Desmidien wie *Staurastrum Wildemani*, *Micrasterias foliacea*, *M. Thomasiana* u. a. *Peridinium Raciborskii* ist üppig entwickelt. Hie und da findet sich *Ceratium Hirundinella*, *Spirulina Gomonti*, *Oscillatoria princeps*, *O. Lemmermanni*, *Botryococcus Brauni* u. s. w.

Sitoe Tjibenong. 12. XII. 1899.

Plankton an Desmidien und Diatomeen reich. Hie und da *Peridinium Raciborskii*.

Sawa-Plankton.

„An dem Südabhang des Merapi, unterhalb der mit *Coffea liberica* bepflanzten Zone, mitten in den Tabaksplantagen, findet sich eine Quellenzone, längs an den Strichen, an welchen eine mächtige Schicht von Lavablöcken des Merapi nach außen tritt. Wir finden hier offenbar dieselbe Erscheinung, wie an anderen Kegelvulkanen Mittel- und Ostjavas, wo die Abhänge trocken, die Kalirinnen[1]) im Ostmossum trocken liegen und alles Wasser durchfiltriert, bis es erst unten, wo die undurchlässige Schicht zutage tritt, an derselben als Quellwasser zum Vorschein kommt. So verhält es sich z. B. an den Abhängen des Tengergebirges (Banjoebiroe, Oemboel) und sogar am Slamat, wo jedoch die Quellenzone viel höher liegt.

Diese Quellen von Merapi liefern die Hauptmenge von Wasser in der Zeit des Ostmossums und sie allein dienen in dieser Zeit zur Bewässerung der Zuckerrohr- und Tabaksplantagen in den Unternehmungen Gajamprit, Mipitan, Gondang, Wedi.

[1]) Kali — javanischer Name der Bäche

Die größte dieser Quellen, Geneng auf Gajamprit, besitzt ebenso wie die anderen kristallklares Wasser, welches mit ziemlich zahlreichen Gasblasen aus dem Boden quillt. In den großen, jedoch beschatteten Quellenbecken konnte ich mit Hilfe des Planktonnetzes zwar einige Reste von den herabfallenden Blättern der beschattenden Bäume, jedoch keine Planktonorganismen finden. In dem rasch strömenden Wasser bewachsen Laubmoose die Steine, von Algen erscheinen rote Flecke an den Steinen, welche durch *Hildenbrandtia* verursacht werden, außerdem lange, hübsch grüne Flocken von *Stigeoclonium* und blaugraue von *Chantransia*, welche, an Steinen angewachsen, im strömenden Wasser flottieren. In der ganz ähnlichen Quelle Oemboelan bei Passaroean am Fuß des Tengergebirges wächst an Steinen und an untergetauchten Ficuswurzeln eine riesenlange, unverzweigte Form von *Thorea ramosissima*.

Dieses Quellwasser, welches ganz rein ist, kann doch keineswegs zur Bereicherung des Bodens der Sawa mit Stickstoff oder sogar mit organischen Stoffen beitragen. Je mehr wir uns aber von der Quelle entfernen und der Reihe nach das Wasser der nachfolgenden Sawa beobachten, welche alle von dieser Quelle gespeist werden, desto mehr Schaum sehen wir im Wasser, desto mehr Planktonorganismen findet das Netz, desto reicher entwickelt sich die Flora. Wir befinden uns in einer Gegend, die reiche Reisernte liefert, und nach der Tradition der hiesigen Javaner liefern die hiesigen Sawa ohne Düngung und ohne Brache seit mehr als tausend Jahren ununterbrochen üppige Ernten.“ (Aus den Notizen des H. Prof. M. Raciborski).

Die seichte Wasserschicht, welche die Reisfelder bis zur Halbreife dauernd bedeckt, erwärmt sich bedeutend infolge starker Insolation und es sind hier somit günstige Bedingungen für die Entwicklung der Planktonflora gegeben. Es ist jedoch unmöglich, eine Grenze zwischen der Euplankton-Vegetation einerseits und den anderen Algenvegetationen anderseits, wie denjenigen der litoralen, der am Grunde der Sawa lebenden oder der auf der Oberfläche schwebenden Algen zu ziehen. Man gewinnt den Eindruck, daß alle diese Algen hier gemeinsam leben und nur an tiefen Stellen ist die massenhafte Entwicklung eines Euplanktonorganismus wie z. B. *Stephanodiscus Zachariasi* möglich. Die Planktonflora ist hier sehr üppig entwickelt und nimmt einen teils sumpf-, teils teichartigen Charakter an. Desmidien sind jedoch sehr

spärlich vertreten, dagegen kommen sehr reichlich *Tetrasporidium*, *Pediastrum, Peridinium*, von den Cyanophyceen *Oscillatoria, Lyngbya, Spirulina, Chroococcus, Merismopedia, Gloiotrichia, Nostoc*, von den Diatomeen *Synedra, Surirella, Melosira, Bacillaria, Navicula Pangeroni, Cyclotella, Stephanodiscus* vor; sehr zahlreich erscheinen weiter *Pandorina, Eudorina, Pleodorina, Eudorinella, Gonium, Trachelomonas, Euglena.* Von den Euplanktonten seien *Schroederia setigera, Richteriella botryoides, Centratractus belanophora* genannt, diese kommen aber seltener vor; häufig sind, wie von vornherein zu erwarten war, *Rhaphidium, Tetraëdron, Scenedesmus* u. s. w.

Die Vegetation des Wassers wechselt stark während der 80—100 Tage, in welchen Sawa unter Wasser steht. Solange die Reispflanzen noch jung sind, ist die Insolation des Wassers sehr stark, nachträglich wird die Wasseroberfläche von den wogenden, haferähnlichen Reispflanzen beschattet. Es mehren sich die kurzlebigen, schnellwachsenden und reifenden Phanerogamen, weiter die schwimmende *Azolla, Salvinia, Pistia, Stratiotes.* In jungen Sawas entwickelt sich hier *Hydrodictyon* sehr reichlich, so daß man es hier zentnerweise gewinnen könnte; in den austrocknenden Sawas, während und nach der Reisernte treten *Anthoceros*-Arten, *Botrydium* und *Protosiphon* massenhaft auf, von den Dauersporen der letztgenannten Art erscheint häufig der Boden rotgefärbt.

Sawa Gajamprit.

Bezeichnend für die Sawa Gajamprit und wahrscheinlich auch für viele andere Sawas ist *Tetrasporidium javanicum.* Große Massen davon, in reichlichem Schleim eingebettet, kommen schwebend vor. Neben *Tetrasporidium* treten sehr häufig *Spirulina* und *Merismopedia* auf. An einer anderen, tieferen Stelle der Sawa Gajamprit ist die Zusammensetzung der Planktonflora sehr charakteristisch. In ungemein reicher Entwicklung kommen hier vor: *Peridinium umbonatum v. papilliferum, Pandorina, Eudorina, Gonium, Pleodorina, Eudorinella, Trachelomonas volvocina, T. hispida, T. Westi, Microcystis flos-aquae, Oscillatoria princeps, O. limosa, Botryococcus Braunii, Schroederia setigera, Richteriella botryoides, Centratractus belanophora, Pediastrum clathratum, P. Sturmii, P. duplex, Tetraëdron enorme, T. minimum, Scenedesmus quadricauda v. major, S. acuminatus, S. bijugatus, Rhaphidium polymorphum, Rh. latum, Syn-*

edra Acus, Bacillaria paradoxa, Navicula Pangeroni, Surirellae, Melosira granulata, Cyclotella Meneghiniana, Staurastrum paradoxum u. a. Von den Cyanophyceen, welche zum Charakter dieser Sawa beitragen, kann noch *Nostoc* genannt werden, welches sich infolge reichlicher Schleimbildung an der Oberfläche schwebend erhält, ferner zwei *Gloiotrichia*-Arten.

Sawa Mipitan.

„Außer einer eigenartigen Algenflora hat die Sawa Mipitan auch einige andere floristische Merkwürdigkeiten hervorgebracht; massenhaft treten hier *Lemna minor*, *Wolffia Miquelii* auf, *Utricularia sp.* in großer Menge und reichlich blühend.... An manchen Stellen pflanzt man in diesen Sawas statt Reis eine *Scirpus*-Art (Moendoeng?), welche zu Matten verarbeitet wird. Da die Scirpuspflanzen etwa zwei Fuß voneinander entfernt gepflanzt werden und Büsche bilden, die man von Zeit zu Zeit abschneidet, so bleibt dazwischen viel reines Wasser. Hier kommt *Hydrodictyon reticulatum* in Riesenmengen vor, auch eine *Chara*-Art, ein wenig *Spirogyra*, die vorher erwähnte große *Utricularia*." (Aus den Notizen des Herrn Prof. M. Raciborski).

Sawa Mipitan enthält eine weniger reiche, aber nicht weniger eigenartige Algenflora. Das größte Interesse erweckt hier *Stephanodiscus Zachariasi*, welcher ohne Zweifel einer tieferen Stelle entstammt und in großer Menge auftritt. Er ist mit langen, äußerst feinen Borsten versehen. In derselben Planktonprobe kommen vor: *Synedra Ulna v. longissima* und *v. splendens,* in ungemein reichlicher Entwicklung die *Trachelomonas*-Gattung, und zwar *T. volvocina, T. Raciborskii, T. hispida, T. armata, T. Lemmermanni, T. Bernardi.* An einer anderen Stelle wiederum, inmitten eines sehr zahlreich entwickelten *Gonatozygon*, *Oedogonium*, *Spirogyra*-Arten, *Lyngbya major*, dunkel-olivengrüner *Chroococcus turgidus* in verschiedenen Entwicklungsphasen, *Merismopedia*, *Pediastrum Tetras*, *P. duplex*, *Scenedesmus*, *Rhaphidium*, *Surirellae*, *Synedra* u. s. w. An seichten Stellen treten *Pandorina*, *Eudorina*, *Euglena* auf.

Sawa Wedi.

Man findet hier ein eintöniges Plankton, das vorwiegend aus *Melosira granulata v. angustissima* besteht.

III. Spezieller Teil.

Als Material für die vorliegende Arbeit erhielt ich von H. Prof. M. Raciborski, aus:

Rava Demangan	2 Fläschchen;
Quellenteich Demangan	1 Fläschchen;
Bagendit bei Garoet	3 Gläschen, 2 Fläschchen und 1 größeren Tubus;
Telaga warna	1 Tubus;
Tjibenong bei Bogor	1 Gläschen;
Ratoedjaja b. Tjitajam	1 Fläschchen;
Depok	1 Gläschen;
Tjibodas	1 größeren Tubus
Tjitajam	1 kleinen Tubus;
Gajampritt-Sawa	1 größeren und 5 kleine Tubusse;
Mipitan-Sawa	7 kleine Tubusse;
Wedi-Sawa	1 kleinen Tubus.

Chlorophyceae.

Desmidiaceae.

Staurastrum Meyen.

St. excavatum G. S. West *v. minimum* Bernard, Sur quelques algues unicell. d'eau douce, récoltées dans le domaine malais (1909), S. 66, T. VI, Fig. 120—123.

Lg. zwischen den Eckenenden 25 μ, Lt. zwischen den Eckenenden 40 μ, Ist. 3 μ.

Hab. Bagendit, Plankton. (Taf. XXXIV, Fig. 13).

Volvocaceae.

Pandorina Bory.

P. morum (O. F. Müller) Bory, Rabenhorst, Fl. Eur. Alg. III. (1868), S. 99; Cooke, Brit. Freshw. Alg., T. 27, Fig. 2.

Hab. Gajamprit, Mipitan, Sawa-Plankton, oft massenhaft.

Eudorina Ehrb.

Eu. elegans Ehrenb., Monatsber. d. Berlin. Akad. (1831), S. 88 u. 152; Goebel, System, S. 41, Fig. 17, 18.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton, massenhaft.

Gonium Müll.

G. pectorale Müll., Verm. hist. S. 60; Chodat, Bull. de l'Herb. Boiss. (1894), S. 593.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton, häufig. (Taf. XXXV, Fig. 2). Es erinnert lebhaft an *Gonium angulatum* Lemm., Forschungsb. St. Plön, Bd. 7 (1899), S. 111, Taf. I, Fig. 1. Die an der Peripherie liegenden Zellen häufig länglich.

Pleodorina Shaw?

Pl. californica Shaw, in Bot. Gaz., XIX (1894), S. 270—283, T. 27; Kofoid in Bull. Illinois State (1898), S. 291.

Lg. colon. ad 125 μ, lt. 90 μ; diam. veg. cell. 7 μ, diam. gonid. 12—14 μ.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton; nicht selten. (Taf. XXXV, Fig. 1).

Eudorinella Lemm.

Eu. Wallichii (Turner) Lemm., Ber. d. D. Bot. Ges. (1900), S. 307; Lemm., Forschungsb. Plön (1903), S. 156; *Eu. Wallichii*, Turner, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 25, Taf. 21, Fig. 10.

Diam. colon. 55 μ, diam. cell. 7 μ. Die Größenverhältnisse entsprechen den von Lemmermann angegebenen.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Sehr selten. (Taf. XXXV, Fig. 8).

Hydrodictyaceae.

Pediastrum Meyen.

P. simplex Meyen *v. radians* Lemm., Forschungsb. Plön, VII. (1899), S. 115, T. II, Fig. 24—25; Lemm., Hedwigia, S. 132, Bd. XLVIII.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. Zerstreut. (Fig. 1, A, B).

P. clathratum (Schroet.) Lemm., Forschungsb. a. a. O. S. 115, T. II, Fig. 26—31; Schmidle, Engl. Bot. Jahrb. XXXVII. (1903), T. 3, Fig. 19; Lemm., Hedwigia, a. a. O.

Coenobien aus 7 + 1, 11 + 5, 12 + 4, 17 + 11 + 4 Zellen bestehend. Membran glatt oder punktiert.

Hab. Demangan, Plankton; Gajamprit, Sawa-Plankton. (Fig. 1, C, D, E. G).

— *v. annulatum* n. v.

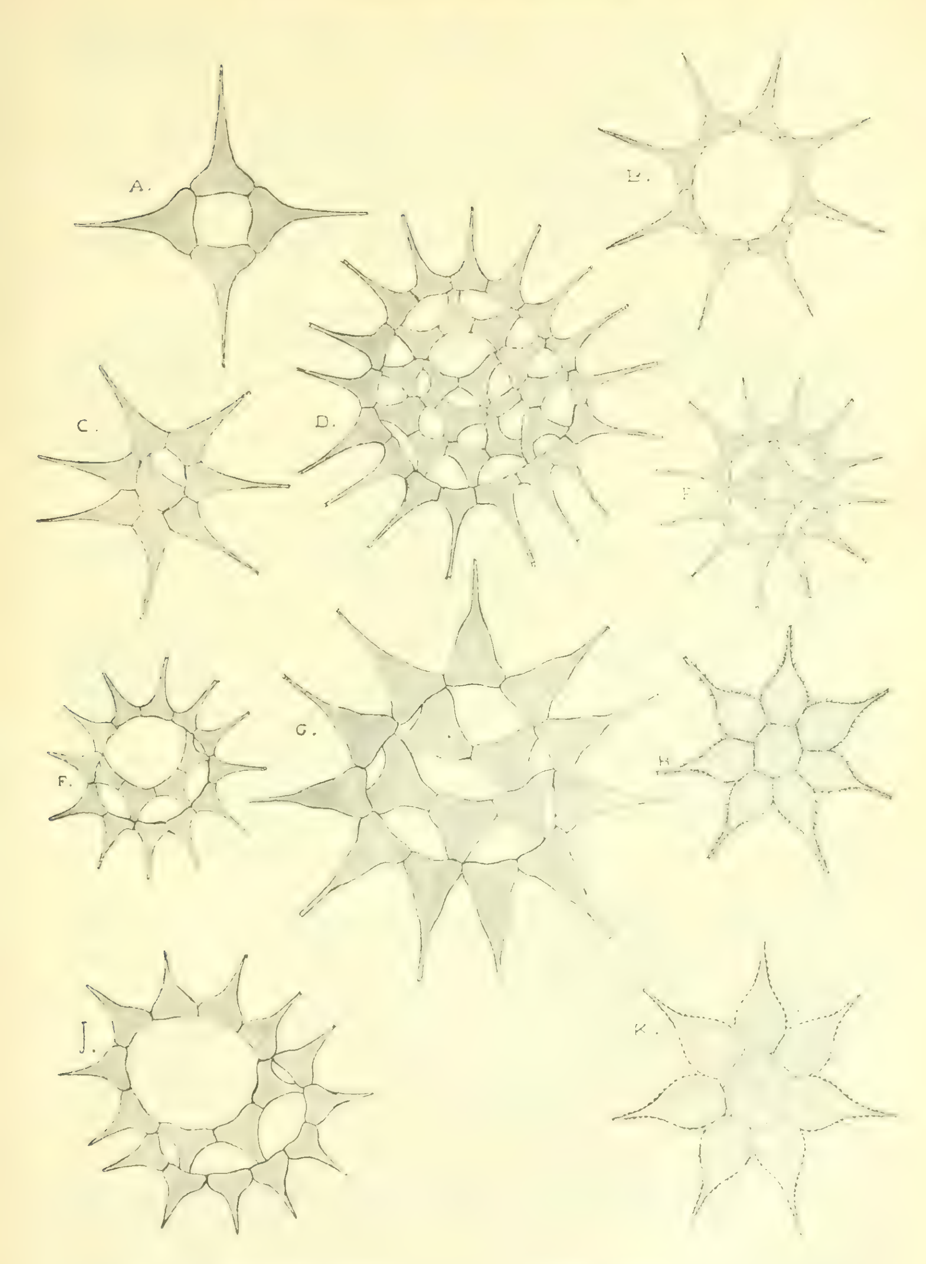


Fig. 1. A, B: *Pediastrum simplex* Meyen *v. radians* Lemm. — C, D, E, G: *P. clathratum* (Schroet.) Lemm. — F, I: *P. clathratum* (Schroet.) Lemm. *v. annulatum* n. v. — H: *P. Sturmii* Reinsch. — K: *P. ovatum* (Ehrenb.) A. Br.

Coenobiis ellipticis, lacuna magna rotundata vel elliptica praeditis. Cell. 13 + 3, 12 + 4.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. Selten. (Fig. 1, F, I).

P. Sturmii Reinsch, Algenfl. Frank. (1867), S. 90, T. 7, Fig. I.; Lemm., Forschungsb. a. a. O., S. 115, T. II, Fig. 32; Lemm., Hedwigia a. a. O.

Coenobien aus 7 + 1 Zellen bestehend. Membran mit Stacheln besetzt.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Zerstreut. (Fig. 1, H).

P. ovatum (Ehrenb.) A. Br., Lemm., Forschungsb. a. a. O., S. 115, T. II, Fig. 33, 34, 35; *Pediastrum clathratum v. ovatum* (Ehrenb.) Schmidle a. a. O., T. III, Fig. 18.

Coenobien aus 7 + 1 Zellen bestehend. Membran mit Stacheln besetzt.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Zerstreut. (Fig. 1, K).

P. Tetras (Ehrenb.) Ralfs, Ann. Nat. Hist. XIV. (1844), S. 469, T. 12, Fig. 4; *Micrasterias Tetras* Ehrenb.

Coenobien aus 4, 7 + 1 Zellen bestehend.

Hab. Gajamprit, Mipitan, Sawa-Plankton. (Fig. 2, I, K).

P. duplex Meyen *v. clathratum* A. Br., Alg. unicell. S. 93; Reinsch, a. a. O., S. 93—94, T. 10, Fig. 5; Raciborski, Przegląd gatunków rodzaju *Pediastrum*, S. 23, T. II, Fig. 27.

Coenobien rund, aus 6 + 2, 10 + 5 + 1, 15 + 10 + 6 + 1 Zellen bestehend. Die aus 6 + 2 Zellen bestehenden Coenobien erscheinen häufig nicht rund, sondern sechseckig, was schon Turner[1]) bemerkt hat.

Hab. Rawa Demangan, Plankton, Coenobien aus 6 + 2 Zellen bestehend; Gajamprit, Sawa-Plankton, Coenobien größer, immer rund. (Fig. 2, A, B, C).

— *v. asperum* A. Br., a. a. O., S. 93; Racib. a. a. O., S. 25, Fig. 34—35.

Coenobien rund, aus 10 + 5 + 1, oder 15 + 10 + 6 + 1 Zellen zusammengesetzt.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. Zerstreut. (Fig. 2, E, H).

— *v. brachylobum* A. Br., l. c., S. 93, T. 97, Fig. 25; Racib., a. a. O., S. 27, T. II., Fig. 33.

[1]) Turner, Algae aquae dulcis Indiae Orientalis, T. XX, Fig. 12.

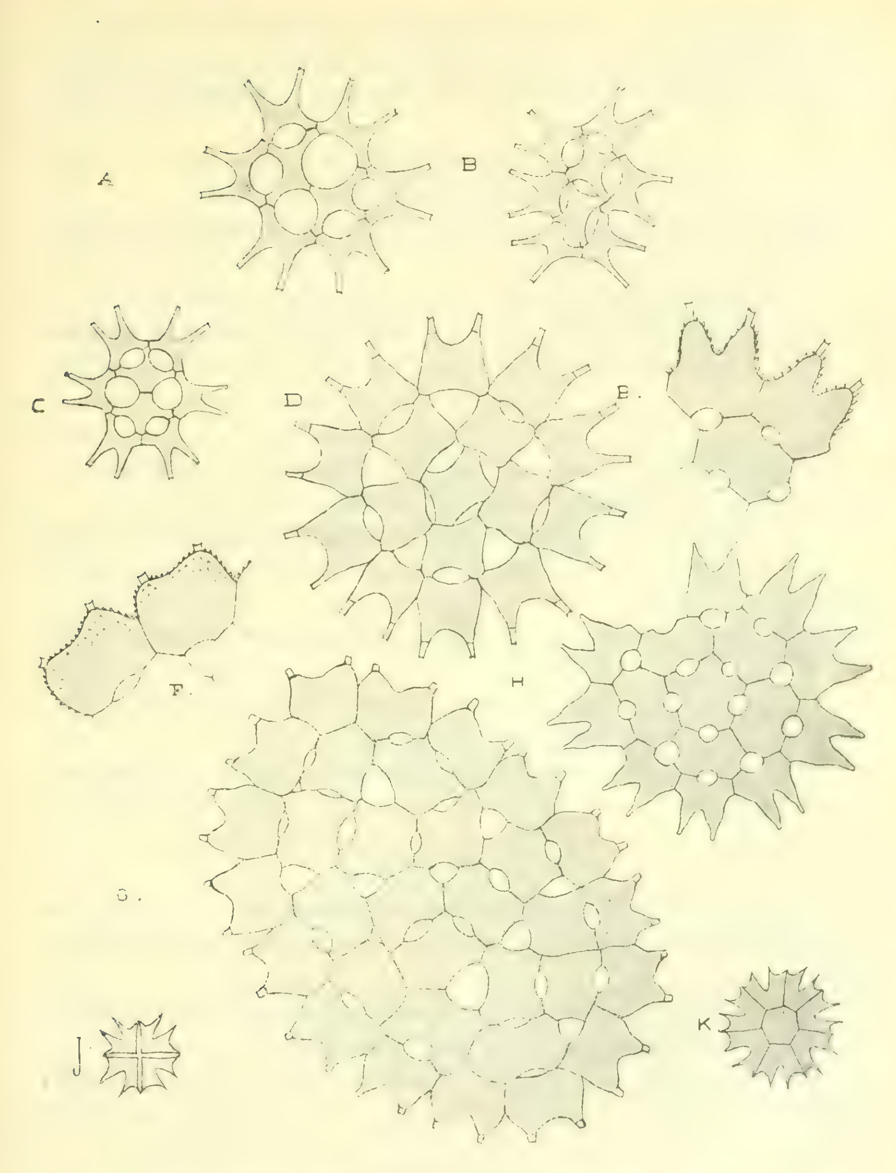


Fig. 2. A, B, C: *Pediastrum duplex* Meyen *v. clathratum* A. Br. — D: *P. duplex* Meyen *v. cornutum* Racib. — E, H: *P. duplex* Meyen *v. asperum* A. Br. — F, G: *P. duplex* Meyen *v. brachylobum* A. Br. — I, K: *P. Tetras* (Ehr.) Ralfs.

Coenobien rund oder oval, aus 10 + 5 + 1 oder 16 + 11 + 5 Zellen bestehend.

Hab. Mipitan, Gajamprit, Sawa-Plankton. Zerstreut. (Fig. 2, F. G).

— *v. genuinum* A. Br., a. a. O., S. 95; Hansg., Prodr., S. 111; Racib., a. a. O., S. 29, T. II, Fig. 36—37.

Coenobien rund, aus 6 + 2 oder 10 + 5 + 1 Zellen bestehend.

Hab. Depok. Zerstreut.

— *v. cornutum* Racib., a. a. O., S. 28, T. II, Fig. 38.

Coenobien rund, aus 10 + 5 + 1 oder 10 + 6 Zellen bestehend.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Zerstreut. (Fig. 2, D).

Coelastrum Naeg.

C. microporum Naeg. ex A. Br., Alg. unicell. (1855), S. 70; Rabenhorst, Fl. Europ. Alg. III., (1868), S. 80.

Hab. Gajamprit, Mipitan, Sawa-Plankton. (Taf. XXXVI, Fig. 5).

C. sphaericum Naeg., Gatt. einz. Alg. (1849), S. 97, T. 5c. Fig. 1a-d.

Hab. Rawa Demangan, Quellenteich Demangan, Plankton. (Taf. XXXIII, Fig. 17).

C. cambricum Arch. in Micr. Journ. (1868), S. 65; Cooke, Brit. Freshw. Alg. (1882), S. 46.

Hab. Ratoedjaja bei Mipitan, Plankton; Gajamprit, Mipitan, Sawa-Plankton.

Hariotina Dang.

H. reticulata Dang., Mém. sur les algues II, Le Botan. I-re Série (1889); *Coelastrum subpulchrum* Lagh., La nuova Notarisia (1893).

Am häufigsten in kleinen, drei- oder vier-, seltener achtzelligen Kolonien. Zusammengesetzte Kolonien selten.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. Selten. (Taf. XXXIV, Fig. 4a, b, c).

Sorastrum Kuetz.

S. Hathoris (Cohn) Schmidle, in Engl. Bot. Jahrb. XXVII, S. 230; XXXII, S. 85.; *Selenosphaerium Hathoris* Cohn, Desm. Bongoenses, Festschr. zur Feier d. 100-jährigen Bestehens d. Naturf. Ges. in Halle a. S. (1879), S. 13, T. 11, Fig. 16, 17.

Lg. cell. (cum stip.) 16—20 μ, lt. 12—14 μ, lg. spin. 8 μ.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. Zwischen anderen Algen zerstreut. (Taf. XXXVI, 3a, b).

Protococcaceae.

Crucigenia Morren.

Cr. apiculata Lemm., Bot. Zentralbl. (1898), Bd. 76, S. 151.

Lg. 5 μ, lt. 2—2·5 μ.

Kolonien gewöhnlich aus vier, seltener aus acht Zellen zusammengesetzt. Zellen klein, an den inneren Polen mit kurzen Stacheln versehen.

Aus Europa und Amerika bekannt; in Amerika im Erie-See vorkommend, wo sie in sehr üppiger Entwicklung gefunden wurde.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. (Taf. XXXIV, Fig. 16).

Cr. rectangularis (A. Br.) Chod., Alg. unicell., S. 70; Cooke, Brit. Freshw. Alg., S. 46, T. 18, Fig. 3.

Lg. 5 μ, lt. 3 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. (Taf. XXXIV, Fig. 15).

Cr. triangularis (A. Br.) Chodat, Mém. de l'Herb. Boiss. (1900).

Lg. 5 μ, lt. 4 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. (Taf. XXXIV, Fig. 14).

Cr. Lauterbornei (Schmidle) Bot. Zeitschr. für Syst. und Pflanzengeogr. (1896—97). Chodat.

Lg. 5 μ, lt. 3 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet. Plankton. Selten. (Taf. XXXIV. Fig. 17).

Scenedesmus Meyen.

Sc. quadricauda (Turp.) Bréb., Alg. Falais, S. 66. (1835); *Achnanthes quadricauda* Turp. (1828); *Sc. caudatus* Corda (1838); Ralfs, Brit. Desm. (1848), S. 190, T. 31, Fig. 12a-g.

Hab. Rawa Demangan, Quellenteich Demangan, Bagendit bei Garoet. Ratoedjaja, Telaga warna, Plankton; Mipitan. Gajamprit. Wedi-Sawa. (Taf. XXXIV, Fig. 11, Taf. XXXV, Fig. 6).

— *v. maximus* W. et G. S. West in Trans. Linn. Soc., Ser. 2. Bot. (1895), S. 83, T. 5, Fig. 9—10.

Lg. cell. 30 μ.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton.

Sc. opoliensis Richter.

Lg. cell. 16 μ, lt. 5 μ.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Selten. (Taf. XXXV, Fig. 5).

Sc. acuminatus (Lagh.) Chod.; *Selenastrum acuminatum* Lagh. in Wittr. et Nordst.; *Sc. falcatus* Chod., Nuova Notarisia (1895), S. 89.

Hab. Rawa Demangan, Plankton; Mipitan, Gajamprit, Sawa-Plankton.

Sc. bijugatus (Turp.) Kuetz., Synops. Diat. (1834); *Sc. obtusus* Meyen (1829).

Hab. Rawa Demangan, Bagendit bei Garoet, Plankton; Gajamprit, Sawa-Plankton. (Taf. XXXIV, Fig. 10).

— *v. arcuatus* (Lemm.) W. et G. S. West, Trans. Roy. Ir. Acad., Vol. XXXIII, Sect. B, Part II, S. 105, T. 10, Fig. 12—14; *Sc. arcuatus* Lemm., Forschungsb. Biol. St. Plön (1899), VII, S. 17, T. 1, Fig. 2—4.

Lg. 9 μ, lt. 3—3·5 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. Selten. (Taf. XXXIV, Fig. 12).

Sc. Hystrix Lagh., Pediast., Protoc. och Palmell., S. 62, T. III, Fig. 18.

Lg. 13 μ, lt. 6 μ.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. (Taf. XXXVI, Fig. 7).

Sc. denticulatus Lagh., Pediastr., Protoc. och Palm., S. 61, T. II, Fig. 13—17; Hansg., Prodr. S. 115.

Lg. 12—17 μ, lt. 5—7 μ.

Hab. Mipitan, Gajamprit, Sawa-Plankton. (Taf. XXXVI, Fig. 6).

Sc. perforatus Lemm., Zeitschr. f. Fisch. u. Hilfsw. (1903), S. 104, Fig. 3; Hedwigia, Bd. XLVIII, 131, T. III, Fig. 4.

Lg. der Zellen 20 μ, Kolonienlänge 60 μ, Lückenlänge 10 μ, Lückenbreite 2·5 μ.

Hab. Depok. (Taf. XXXIV, Fig. 24).

Rhaphidium Kütz.

Rh. polymorphum Fres. *v. fasciculatum* Kütz., Phyc. Germ., S. 144; Species, S. 194 ex p.; Naeg., Gatt. einz. Alg., S. 82, T. IV.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. Selten.

— *v. falcatum* (Corda) Rabenh., Fl. Eur. Alg. III, S. 45; Wolle, Freshw. Alg. U. S., S. 198, T. 160. Fig. 6—10; Hansg., Prodrom., S. 119.

Hab. Rawa Demangan, Bagendit bei Garoet, Ratoedjaja bei Tjitajam, Plankton; Mipitan, Gajamprit, Sawa-Plankton.

— *v. radiatum* Bernard, Protoc. et desm. d'eau douce, récoltées à Java (1908), S. 175, T. XII, Fig. 372—373.

Hab. Depok, zwischen anderen Algen zerstreut.

— *v. angustum* Bernard, a. a. O., S. 177, T. XII, Fig. 380—384.

Hab. Rawa Demangan, Bagendit bei Garoet, Plankton. Selten.

— *v. javanicum* n. v.

Cellulis semper solitariis, fusiformibus, utroque fine acutissime cuspidatis, curvatis, nonnunquam sigmoideis vel semilunaribus 60—130 μ longis, 5—6 μ latis.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. Zwischen anderen Planktonten zerstreut. (Taf. XXXIII. Fig. 20, 21).

— *v. latum* n. v.

Cellulis solitariis, fusiformibus, apicibus acutissimis, 80 μ longis, 9 μ latis (sine pyrenoid.).

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Selten. Zwischen *Pandorina morum*. (Taf. XXXV, Fig. 10).

— *v. gracile* n. v.

Cellulis solitariis, semilunaribus, utroque fine acutissime cuspidatis, 70 μ longis, 2—2·5 μ latis.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. Selten. (Taf. XXXV, Fig. 9).

Tetraëdron Kütz.

T. minimum (A. Br.) Hansg. in Hedwigia XXVII (1888), S. 131; *Polyedrium minimum* A. Br. in Rabenh., Fl. Europ. Alg. III., (1862), S. 62.

Hab. Rawa Demangan, Bagendit bei Garoet, Plankton. (Taf. XXXIII, Fig. 5, 8; Taf. XXXIV, Fig. 22).

T. trigonum (Naeg.) Hansg., Hedwigia a. a. O., S. 130; *Polyedr. trigonum* Naeg., Gatt. einz. Alg. (1894), S. 84, T. 4b, Fig. 1; Reinsch, Algenfl. v. Frank. (1867), T. III, Fig. I. a, c, e, f.

Hab. Rawa Demangan, Bagendit bei Garoet, Plankton. (Taf. XXXIII, Fig. 7).

T. regulare (Kütz.) Chodat, Phyc. germ. S. 129; *Polyedrium tetraedr.* Naeg.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton.

T. caudatum (Corda) Lagh. (1882), Vetensk. Akad. Förh.,

S. 67; *Polyedr. pentagonum*, Reinsch, Alg. v. Frankr., S. 76, T. III, Fig. 2.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. Selten. (Taf. XXXIV, Fig. 21).

T. enorme (Ralfs) Hansg. in Hedwigia (1888), S. 132, (1889), S. 19; *Polyedr. enorme* (Ralfs) de Bary.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. (Taf. XXXV, Fig. 7).

T. lobulatum (Naeg.) Hansg. in Hedwigia (1888) S. 12, (1889), S. 19.; *Polyedr. lobulatum* Naeg., Gatt. einzell. Alg., T. VI, Fig. 3.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. (Taf. XXXIII, Fig. 6).

T. hastatum (Reinsch) Hansg., Hedwigia (1888); *Polyedr. hastatum* Reinsch.

Lg. cell. 10 μ, lg. corn. 25—28 μ. Entfernung zwischen zwei Hörnern 50 μ, Zellwände leicht gewölbt.

Hab. Rawa Demangan. Plankton. Sehr selten. (Taf. XXXIII, Fig. 10).

T. javanicum n. sp.

Tetraëdricum, quadratum, angulis obtusis, cornu brevi ornatis, membrana tenui. Diam. cell. 8 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet. Plankton. Sehr selten. (Taf. XXXIV, Fig. 20).

Kirchneriella Schmidle.

K. lunaris (Kirchn.) Moeb.; *K. lunata* Schmidle; *Rhaphid. convolutum v. lunare* Kirchn., Algenfl. v. Schlesien, S. 114.

Lg. 4—6 μ, lt. 2—3 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet. Plankton. (Taf. XXXIV, Fig. 19).

K. contorta (Schmidle) Bohlin; *K. obesa v. contorta* Schmidle, Flora (1894), T. VII Fig. II.

Lg. 7 μ, lt. 1·5 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet. Plankton (Taf. XXXIV, Fig. 18).

Richteriella Lemm.

R. botryoides (Schmidle) Lemm. in Hedwigia XXXVII (1898), S. 306, T. 10, Fig. 1—6. *Golenkinia botryoides* Schmidle; *R. globosa* Lemm.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Selten. (Taf. XXXV. Fig. 11).

Chodatella Lemm.

Ch. longiseta Lemm. in Hedwigia, Bd. XXXVII (1898), S. 310. T. X. Fig. 11—18.

Lg. 13 μ, lt. 6 μ, spinae 45 μ.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. Selten. (Taf. XXXIII, Fig. 3).

Ch. subsalsa Lemm. in Hedwigia Bd. XXXVII (1898), S. 310; *Lagerheimia subsalsa* Lemm., Forschungsb. Biol. St. Plön (1898), T. 5, Fig. 2—6.

Lg. 10—12 μ, lt. 2·5—5 μ, spin. 7·5—20 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. Häufig. (Taf. XXXIV, Fig. 1. a, b, c.)

Lagerheimia Chodat.

L. genevensis Chod. in Nuova Notarisia (1895), S. 87, Fig. 1—12; Algues vertes de la Suisse (1902), S. 188.

Lg. 10 μ, lt. 5 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. Selten. (Taf. XXXIV, Fig. 2).

Oocystis Naeg.

O. lacustris Chodat, Bull. de l'Herb. Boiss. (1897), S. 296; Algues vertes de la Suisse (1902), S. 190.

Lg. cell. 12—13 μ, lt. 5—6 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. Selten. (Taf. XXXIV, Fig. 3).

O. Chodati n. sp.

Cellulis ellipticis, solitariis vel 2—4, 10—15 μ longis, 4—7 μ latis. Membrana communis crassa, tuberculis inferioribus instructa, saepe spinis brevibus ornata.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. Häufig. (Taf. XXXIV, Fig. 6. a, b.).

Centratractus Lemm.

C. belanophora (Schmidle) Lemm., Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. XVIII, H. 6, (1900), S. 274; *Schroederia belanophora* Schmidle, Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. XVIII, H. 4, (1900), S. 149, T. VI, Fig. 6—7.

Lg. 100 μ (spin. 38 μ, cell. 24 μ), lt. 8 μ.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Selten. (Taf. XXXV, Fig. 13).

Schroederia Lemm.

Sch. setigera (Schroed.) Lemm., Hedwigia, Bd. XXXVII (1898), S. 311; Ber. d. D. bot. Gesellsch., Bd. XV, T. 25, Fig. 4.

Lg. 95—100 μ (spin. 50 μ), lt. 4—5 μ, Rawa Demangan. Lg. 160 μ (spin. 50 μ), lt. 6 μ, Gajamprit-Sawa.

Hab. Rawa-Demangan, Plankton; Gajamprit, Sawa-Plankton. (Taf. XXXIII, Fig. 11; Taf. XXXV, Fig. 4).

Actinastrum Lagerh.

A. Hantzschii Lagh., Bidr. till. Känned. om Stockh. Pediastr., Protoc. och. Palm., S. 70, T. 3, Fig. 25—26; Hansg., Prodr., S. 120 u. 169, Fig. 67.

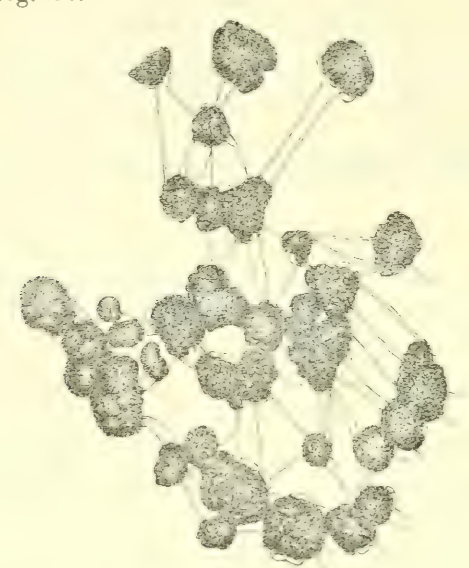


Fig. 3. *Botryococcus Braunii* Kütz. Kolonien, durch Gallertschnüre miteinander verbunden.

Lg. 15—20 μ, lt. $1\frac{1}{2}$—3 μ.

Vier- bis achtzellige Coenobien, die Zellen gewöhnlich an den Enden in hyaline Fortsätze ausgezogen. Coenobien häufig anormal gebaut.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. Häufig; Tjibodas, Plankton. Selten. (Taf. XXXIII, Fig. 15—16).

Dictyosphaerium Naeg.

D. pulchellum Wood, Freshw. Alg. U. S., (1874), S. 84, T. 10, Fig. 4.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Zerstreut.

Botryococcus Kütz.

B. Braunii Kütz., Spec. Alg., S. 892; Hansg., Prodr., S. 147, Fig. 93; Kirchner, Alg. Schles., S. 111.

Lg. bis 12 *μ*, lt. 6—8 *μ*.

Sehr häufig im Plankton, in Telaga warna Wasserblüte bildend. Kolonien netzartig miteinander durch farblose Gallertschnüre verbunden.

Hab. Telaga warna, Bagendit bei Garoet, Quellenteich Demangan, Plankton; Gajamprit, Sawa-Plankton. (Fig. 3).

Tetrasporidium Bréb.

T. javanicum Moeb., Ber. d. D. bot. Ges., Bd. XI, H. 2, (1893), S. 122, T. VIII, Fig. 6.

Zellen bis 12 *μ*, kugelig.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Massenhaft. (Taf. XXXVI, Fig. 1, a, b, c, d).

Bacillarieae.

Melosira Agardh.

M. granulata (Ehr.) Ralfs in Pritch Infus. 4 (1861).

Lt. 6—7·5 *μ*.

Hab. Demangan, Plankton. Zerstreut. (Taf. XXXIII, Fig. 2).

— *v. angustissima* O. Müller in Engl. Bot. Jahrb. XXXIV, S. 270 u. 285, T. IV, Fig. 12.

Lt. 2·5—3 *μ*.

Hab. Überall mehr oder weniger allgemein vorkommend. Rawa Demangan, Quellenteich Demangan, Plankton; Gajamprit, Wedi, Sawa-Plankton. (Taf. XXXIII, Fig. 1).

Cyclotella Kütz.

C. Kützingiana Thwait., Ann. Mag. Nat. Hist.; V. H., T. 94, Fig. 1.

Hab. Rawa Demangan, Plankton; Gajamprit, Sawa-Plankton, (Taf. XXXIII, Fig. 18).

C. compta (Ehr.) Kütz., Sp. Alg.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Zerstreut.

Stephanodiscus Ehr.

St. Zachariasi J. Brun, Forschungsb. d. biol. St. zu Plön (1894), S. 54, T. I, Fig. 10, a, b.

Diam. valv. 6—12 μ.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. Massenhaft. (Taf. XXXVI, Fig. 8, 9).

Cerataulus H. L. Sm. (Fig. 4)

Die Frage nach dem Vorkommen des *Cerataulus* auf Java bleibt unentschieden. A. Forti zählt in seiner Arbeit über die

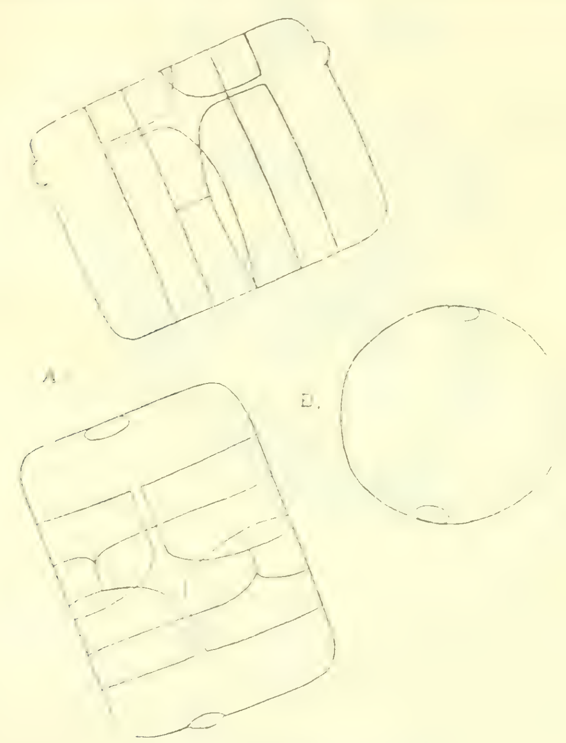


Fig. 4. *Cerataulus* H. L. Smith.

Cerataulus-Gattung (Contribuzione diatomalogiche, Venezia 1910) unter zweifelhaften Arten, im Abschnitte „Species non satis certae", S. 127: *Cerataulus Pangeroni* (L. Fortm.) Thum, Catal. VII, S. 19; *Cer. levis v. Pangeroni* Leuduger-Fortmorel, Diatom. de la Malaisie in Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, Vol. XI, I, S. 55

auf. In der Arbeit von Leuduger-Fortmorel wird nur die Valva beschrieben und abgebildet (T. IV, Fig. 7). Infolge der ungenügenden Beschreibung bleibt die Art zweifelhaft. Ich hingegen kann nur die genaue Zeichnung der Frustula geben, die der Valva leider aber nur in allgemeinen Konturen. Ich glaube mit demselben *Cerataulus* zu tun zu haben, welcher von Leuduger-Fort-

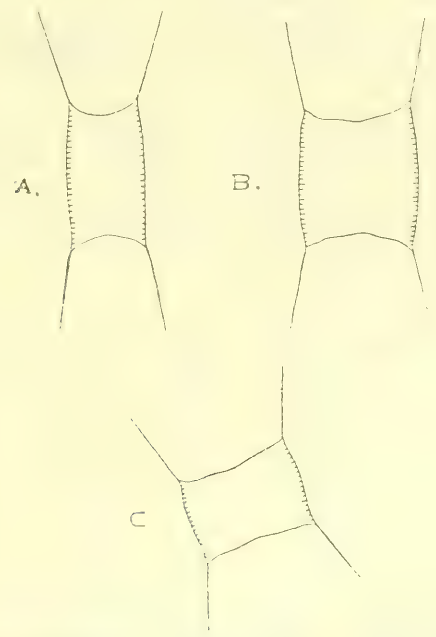


Fig. 5. A: *Attheya Zachariasi* J. Brun (lt. 17 μ). — B, C: *Attheya lata* n. sp. (lt. 32 μ). — (Die Zeichnungen nach trockenen Präparaten gemacht).

morel als *Cer. levis v. Pangeroni* bezeichnet wurde, jedoch ist die Größe bedeutend geringer. Der Valven-Durchmesser mißt nämlich kaum 55 μ, während Leuduger-Fortmorel 85 μ angibt. Es muß aber beachtet werden, daß die Größenverhältnisse bei der *Cerataulus*-Gattung sehr veränderlich sind.

Nur zwei Exemplare wurden von mir im Quellenteich Demangan gefunden; die Struktur der Valve könnte man nur nach trokkenen Präparaten bestimmen. *Cerataulus* ist zwar keine Planktonform, jedoch wollte ich ihn wegen seiner Seltenheit nicht unberücksichtigt lassen. Ich muß noch bemerken, daß Herr Prof. M. Raciborski den Namen des Vulkans „Pangeron" (bei Leudu-

ger-Fortmorel) für falsch ansieht; der Vulkan soll nach H. Prof. M. Raciborski Pangerango heißen.

Attheya West. (Fig. 5).

Die Euplanktonform hatte ich nur aus Tjibodas. Da das diesbezügliche Material sehr spärlich war, kann ich leider nicht so ausführliche Daten angeben, wie ich es wünschen würde. Von allen von mir bis jetzt untersuchten *Attheya*-Formen besitzt diese die feinste Struktur.

Die Streifen waren an trockenen Präparaten kaum sichtbar. Trotzdem waren die Bedingungen, in welchen sie vorkommt, sichtlich keine schlechten, weil sie in lebhafter Teilung begriffen war; es ist möglich, daß sie später eine Wasserblüte gebildet hat. Sporen konnte ich keine bemerken.

Ich gebe einige Zahlen an:

Lt. —	Lg. —	Borstenlänge	Lt. —	Lg. —	Borstenlänge
20 μ —	25 μ —	23 μ	32 μ —	26 μ —	23 μ
30 μ —	20 μ —	26 μ	15 μ —	30 μ —	20 μ
15 μ —	30 μ —	24 μ	17 μ —	30 μ —	20 μ
30 μ —	20 μ —	20 μ	32 μ —	20 μ —	20 μ
30 μ —	30 μ —	30 μ	28 μ —	25 μ —	20 μ
13 μ —	22 μ —	20 μ	13 μ —	25 μ —	22 μ

Aus dieser Zusammenstellung erhellt, daß zwei Formen nebeneinander auftreten; eine schmale (meist 13 μ breit), lange und eine breite, kurze (28—32 μ) Form. Diese beiden Formen werden von mir zu zwei verschiedenen Arten zusammengestellt, und zwar gehört die erste zu *Attheya Zachariasi* J. Brun, die andere zu *A. lata* mihi [1]).

Hab. Tjibodas. Plankton.

Rhizosolenia Ehrenb.

Die Systematik des Genus *Rhizosolenia* hat fast bis jetzt keine strenge Fassung erfahren können, hauptsächlich infolge des seltenen Vorkommens dieser Diatomee. Die am besten bekannte und am leichtesten zu charakterisierende Art ist *Rhiz. longiseta* Zach.,

[1]) Kosmos, Jahrg. XXXII., H. 1—3, 1912.

welche häufig im Norden Europas vorkommt (in Polen ist sie mir aus dem Janower Teiche bei Lemberg und dem See Chodecz in

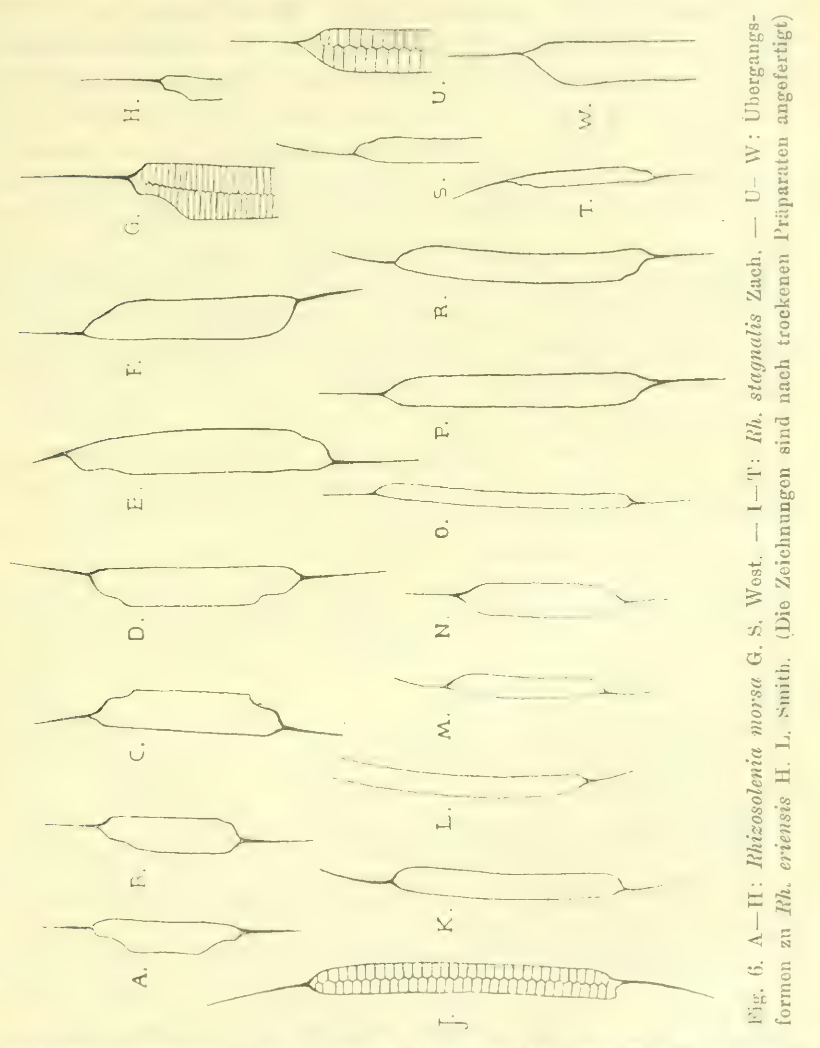


Fig. 6. A—H: *Rhizosolenia morsa* G. S. West. — I—T: *Rh. stagnalis* Zach. — U—W: Übergangsformen zu *Rh. eriensis* H. L. Smith. (Die Zeichnungen sind nach trockenen Präparaten angefertigt)

Kujawien bekannt). Die übrigen Arten sind selten. Die Frage nach der Systematik des *Rhizosolenia*-Genus hat unlängst Br. Schröder[1]) berührt. Bei dieser Gelegenheit werden von ihm die bis

[1]) Bruno Schröder: *Rhizosolenia Victoriae* n. sp Ber. d. D. bot. Gesellsch. Bd. XXIX. H. 10, 1911.

jetzt bekannten Standorte der *Rhizosolenia*-Arten zusammengestellt. *Rh. stagnalis* Zach. kommt seltener als *Rh. longiseta* Zach. vor; noch seltener ist *Rh. eriensis* H. S. Smith. *Rh. morsa* W. u. G. S. West, welche anfangs als Varietät der *Rh. eriensis* angesehen, später als selbständige Art von derselben abgegliedert wurde, war bis jetzt nur aus Island, Schottland, Rußland (Ładoga-See), Galizisch-Podolien (Teich in Urmań) und außer Europa aus Australien bekannt. Als ihren sechsten Standort füge ich den Quellenteich Demangan auf Java hinzu, wo sie zusammen mit einer zweiten *Rhizosolenia*-Art, *Rh. stagnalis* Zach. vorkommt. Die beiden sind von feiner Struktur, klein, kaum bemerkbar und durch große Formenmannigfaltigkeit ausgezeichnet. Sporenbildung konnte ich in keinem Falle beobachten, Fortpflanzung durch Teilung nur in einigen wenigen Fällen. Br. Schröder hat eine neue *Rhizosolenia*-Art, nämlich *Rh. victoriae*, eine Süßwasserform aus Afrika, aufgestellt und bei dieser Gelegenheit einen Bestimmungsschlüssel entworfen, der auf der Gestalt der Calyptra und der Länge der Borsten basiert. Nach diesem Bestimmungsschlüssel habe ich mich bei der Bestimmung der javanischen Rhizosolenien gerichtet.

Rh. morsa W. u. G. S. West in Trans. Roy. Irish Akad., XXIII, Sect. B. (1906), S. 109, T. 11, Fig. 5—7. *Rh. eriensis* H. S. Smith *v. morsa* W. u. G. S. West in Trans. Roy. Soc. Edinb. X., P. III (1905), S. 509, T. 6, Fig. 23.

Lt. 5—12 μ, lg. bis 50 μ, Borstenlänge 13—25 μ. Calyptra breit, an den Enden mit ventralen Einbuchtungen versehen, deren Form sehr veränderlich ist. Borsten stets gerade, steif, Streifung dicht.

Hab. Quellenteich Demangan. (Fig. 6, A—H).

G. S. West[1]) gibt fast identische Größenverhältnisse bei *Rh. morsa*, welche in Yan Yean Reservoir vorkommt, an: Lt. valv. 5—9 μ, lg. set. 18—22 μ.

Rh. stagnalis Zach., Forschungsber. St. Plön, Bd. VII, S. 85 und 87.

Lt. 3·5—6·5 μ, lg. 32—75 μ, Borstenlänge 10—20 μ. Calyptra lang, schmal, von viel feinerer Struktur als bei der vorigen, die Streifung gewöhnlich weniger dicht. Borsten kurz, bogenförmig gekrümmt, an der Ansatzstelle etwas verdickt.

Hab. Quellenteich Demangan. (Fig. 6, I—T).

[1]) G. S. West: The Algae of the Yan Yean Reservoir. A biological and oecological study. Journ. Linn. Soc. London (1907).

Außer diesen beiden Arten kommen, wenn auch seltener, Übergangsformen vor, und zwar solche mit schmaler, langer Calyptra, deren Form an die der *Rh. stagnalis* erinnert, aber mit einer deutlichen Einbuchtung versehen, anderseits solche mit breiter Calyptra, aber ohne Einbuchtung, mehr an die *Rh. eriensis* anklingend. (Fig. 6, U—W).

Asterionella Hassall.

A. gracillima (Hantzsch) Heib., Rabenh., Kryptg. Sachs., S. 32; V. H., Syn., S. 155, T. 51, Fig. 22.

Kommt in einigen wenigen, beschädigten Kolonien, in den Planktonproben aus Bagendit bei Garoet vor. Sie war stark von *Diplosigopsis frequentissima* bewachsen. Ich vermute, daß sie vor der *Microcystis*-Wasserblüte hier stärker entwickelt war.

Hab. Bagendit bei Garoet, Plankton. Selten.

Synedra Ehrenb.

S. Ulna (Nitzsch) Ehr. *v. longissima* V. H., Syn., T. XXXVIII, Fig. 3.

Lg. 300 μ.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. Zerstreut. (Taf. XXXIII, Fig. 12).

v. splendens (Kütz.). V. H. forma.

Die apikale Erweiterung größer als bei der typischen Form. Lg. bis 250 μ.

Hab. Rawa Demangan. Plankton. Zerstreut. (Taf. XXXIII, Fig. 13).

S. pulchella Kütz., Bacill. (1844); V. H., Taf. 41, Fig. 6.

Lg. bis 300 μ.

Hab. Quellenteich Demangan. Plankton. Zerstreut. (Taf. XXXIV, Fig. 5).

S. Acus Kütz., Bacill. (1844); V. H., T. 32, Fig. 7.

Hab. Rawa Demangan, Plankton; Gajamprit, Sawa-Plankton.

Navicula Bory.

N. Pangeroni Leud.-Fortm. in Annal. du Jard. Bot. Buitenz., V. XI, (1893), S. 52, T. II. Fig. 9.

Lg. 185—200 μ, lt. 48 μ.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Häufig. (Taf. XXXV, Fig. 12).

Eunotia Ehrenb.

E. camelus (Ehr.) Grun., Diatom. d. Insel. Banka, T. I, Fig.

6 a, b; Gutwiński, De algis a dre M. Raciborski anno 1899 in insula Java collectis, S. 612, T. XL, Fig. 68.

Hab. Überall allgemein verbreitet.

Nitzschia (Hass.) Grun.

N. Closterium W. Sm., V. H., Syn. T. 70, Fig. 8.

Lg. 60 μ.

Hab. Rawa Demangan. Plankton. Zerstreut. (Taf. XXXIII, Fig. 14).

Bacillaria Gmel.

B. paradoxa (Gmel.) Grun. V. H., Syn., S. 176, T. 61, Fig. 6.

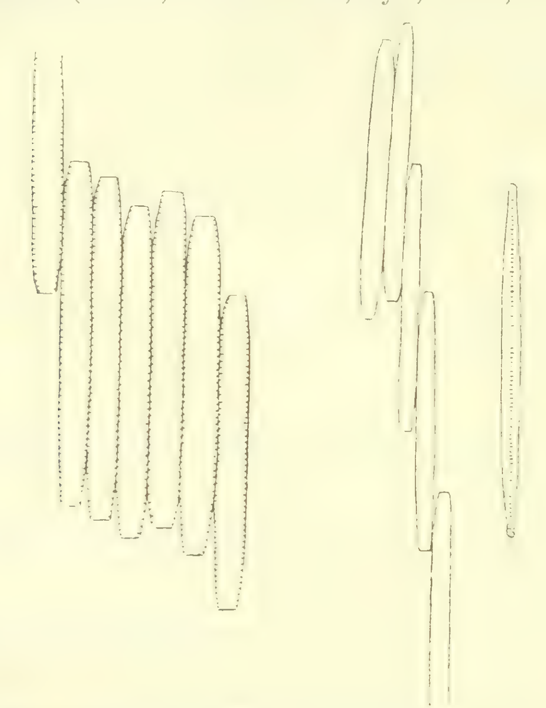


Fig. 7. *Bacillaria paradoxa* Grun. (Die erste Zeichnung von Herrn Prof. M. Raciborski gemacht).

Lg. 72 μ — 95 μ, lt. 5 μ. Bildet mehr oder weniger verlängerte, aus einigen, mehreren oder zahlreichen, übereinander gleitenden Individuen zusammengesetzte Ketten.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Nicht selten. (Fig. 7).

Surirella Turp.

S. robusta Ehr. v. *splendida* Kütz., V. H., Syn., T. 72, Fig. 4.

Hab. Mipitan, Gajamprit, Sawa-Plankton.

S. linearis W. Sm., Brit. Diat., S. 31, Fig. 58.

Lg. 190 μ, lt. 32 μ.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. (Taf. XXXVI, Fig. 11).

S. ovalis Bréb., Kütz., Bac., S. 61, T. 30, Fig. 64; V. H., Syn., S. 188, T. 73, Fig. 2, 3.

Lg. 70—80 μ, lt. 30 μ.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. (Taf. XXXVI, Fig. 10).

S. plana G. S. West, Linn. Soc. Journ. Bot., Vol. XXXVIII, (1907), S. 165, T. 8, Fig. 5.

Lg. 105 μ, lt. 35 μ.

Hab. Rawa Demangan. Plankton. Zerstreut. (Taf. XXXIII. Fig. 19).

Cyanophyceae.

Nostoc Vaucher.

N. carneum Ag., Syst. Alg., S. 22; Born. et Flah., Ann. Sc. nat., 7 sér., S. 196.

Zellen länglich zylindrisch, 3—5 μ breit, bis 10 μ lang. Heterocysten 5—6 μ breit, Dauerzellen 6 μ breit, bis 10 μ lang. Lager bläulich.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Freischwimmend.

Anabaena Bory.

Sectio I: Heterocystae intercalares plures... *Euanabaena.*
Sectio II: Heterocystae terminales... *Anabaenopsis.*

Sectio I. *Euanabaena.*

A. sphaerica Born. et Flah., Ann. Sc. Nat., 7 sér. Bot., t. IV, S. 228.

— *forma tenuis* G. S. West., Linn. Soc. Journ., Bot., Vol. XXXVIII, (1907).

Lt. trich. 4—5 μ, lt. heterocyst. 5—6 μ; lt. spor. 10—12 μ, lg. spor. 10—14 μ.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. (Fig. 8).

Diese Form wurde von G. S. West im Nyassa-See gefunden. Sie unterscheidet sich von der *forma typica* durch ihren feineren Bau.

Sectio II. *Anabaenopsis.*

1. Filis brevissimis, spiraliter (rarissime rectis) dispositis, anfractibus 1—3; cellulis sphaericis, oblongo-ellipticis vel oblongis.

Crassitudo trich. 4·5—6 μ; crass. heterocyst. 5—8 μ.

Anabaena circularis G. S. West.

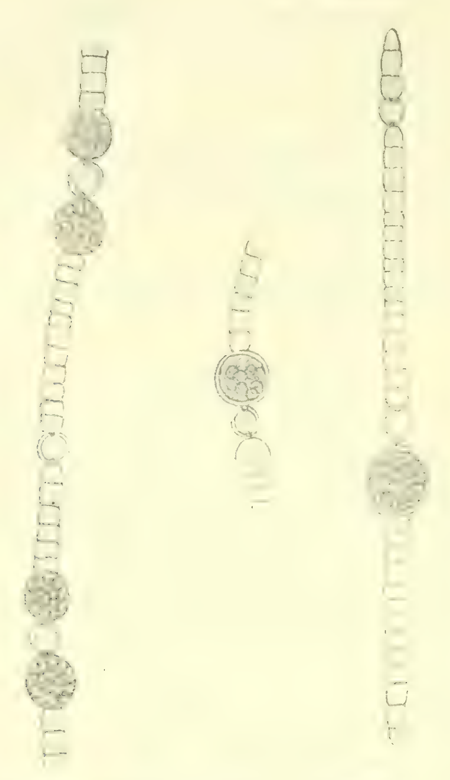


Fig. 8. *Anabaena sphaerica* Born. et Flah. f. *tenuis* G. S. West. (Die erste Zeichnung von Herrn Prof. M. Raciborski gemacht).

Crass. trich. 5—8 μ; crass. heterocyst. minor.

Anabaena circularis v. javanica n. v.

2. Filis brevissimis rectis vel spiraliter contortis, anfractibus 1—3, inter cellulas non constrictis, cellulis cylindricis.

Heterocyst. oblongo cylindricae.

Anabaena Tanganyikae G. S. West.

Heterocyst. oblongo conicae.

Anabaena Raciborskii n. sp.

Anabaena circularis G. S. West, Journ. Linn. Soc., Bot., V. XXXVIII (1907), S. 170, T. 4. Fig. 10. 14. 15; T. 10. Fig. 2.

Filis brevissimis, spiraliter dispositis, anfractibus 1—1½, utroque fine heterocystis terminatis; cellulis sphaericis, oblongo ellipticis vel oblongis, cum granulo magno in cellula unaquaque. Sporae ignotae.

Crass. trich. 4·5—6 μ, crass. heter. 5—8 μ.

Hab. Tanganyika-See, Plankton.

Dies war die dominierende Form in einigen Planktonproben vom Tanganyika-See, dessen Niederschlag sie blaugrün färbte. Die Fäden von bezeichnender Kürze, am häufigsten in Ringe zusammengerollt, manchmal eine Spirale von 1½ Umgang bildend. Die Fäden an beiden Enden mit einer kugeligen oder elliptischen Heterocyste versehen. Jede Zelle, die Heterocysten inbegriffen, enthält ein großes Granulum. Die Fadenlänge zwischen den beiden Heterocysten beträgt 80—140 μ. Gerade oder fast gerade Fäden kommen sehr selten vor. Die Gestalt der Zellen weist Übergänge von der kugeligen zur länglichen auf.

A. circularis G. S. West v. *javanica* n. v.

Filis brevibus, spiraliter contortis, anfractibus 1—3. Crass. trich. 5—8 μ, heterocystis saepe minoribus, globosis. Sporis ellipticis 12—14 μ crassis, 16—18 μ longis, episporio hyalino. Cellulae cytoplasmate granulato.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. (Fig. 9).

Die Fäden schweben einzeln im Wasser, ohne gallertige Anhäufungen zu bilden, jeder Faden einen regelmäßigen Ring bildend; ich habe in keinem Falle einen geraden Faden beobachten können. Die Fadenenden, mit Heterocysten versehen, werden nach der Mitte des Ringes umgebogen (*A*), seltener liegen sie in einer Fläche, einander genähert und dann durch Schleim zusammengeklebt (*B*) oder ganz auseinandergerückt, ohne sich zu berühren (*C*). Manchmal bildet ein Faden 2—3 Ringe. Die vegetativen Zellen sind rund oder länglich, die Heterocysten gewöhnlich kleiner als die vegetativen Zellen. Sporen oval mit einer glatten, farblosen Membran versehen, manchmal einige in einem Faden vorkommend, oft zwei beieinander liegend. Die Ringe fast regelmäßig rund oder etwas abgeflacht und dann oval, was bei stärkerem Wachstum der Fäden vorkommt. Die Ringe haben im Durchmesser an den Umbiegungsstellen der Fäden 40—60 μ, am häufigsten 55 μ. Der regelmäßige Bau der Ringe und die Lokalisierung der Heterocysten

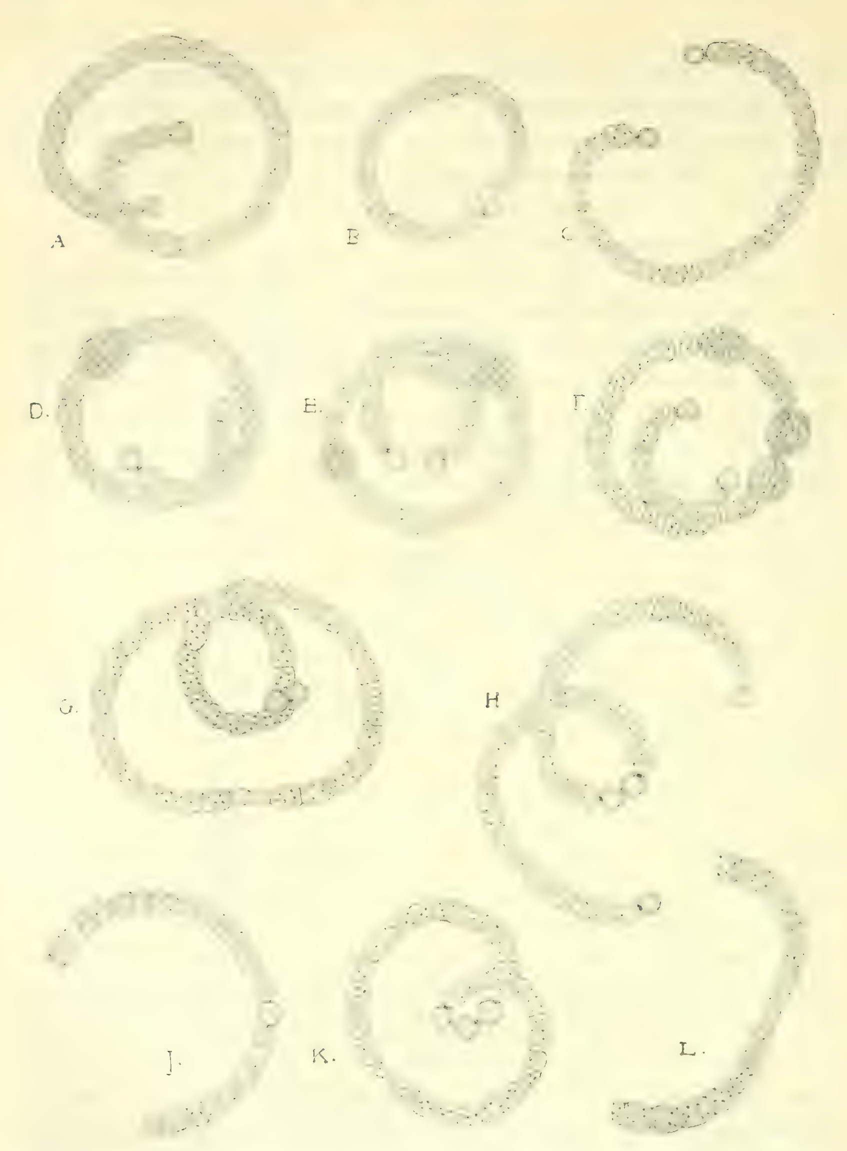


Fig. 9. *Anabaenopsis circularis* G. S. West v. *javanica* n. v. — A: Die Fadenenden nach der Mitte des Ringes umgebogen. — B: Die Fadenenden einander berührend. — C: Halbkreisförmiger Faden. — D: Faden mit einer Spore. — E: Faden mit zwei Sporen. (Zeichnung von Herrn Prof. Raciborski). — F: Faden mit drei Sporen. — G, L: Erste Stadien der Heterocystenbildung. — H: Faden vor dem Zerfall in zwei Teile. — I: Faden mit interkalarer Heterocyste. — K: Faden mit drei Heterocysten.

an den Fadenenden ist durch die Entstehungsweise der Heterocysten bedingt. Ich glaube nämlich behaupten zu können, daß, wenn der Faden in seinem Wachstum eine bestimmte Länge überschritten hat, eine von den der Umbiegungsstelle gegenüberliegenden Zellen (*G*, *K*) eine Zweiteilung erfährt. Die beiden aus dieser Teilung hervorgehenden Zellen wachsen nur noch wenig weiter, runden sich ab (*H*) und gehen nach den üblichen inneren Veränderungen in typische Heterocysten über, welche von einer dünnen Schleimschicht kaum zusammengehalten werden, so daß bei leisester Spannung des Fadens oder infolge einer stärkeren Wasserbewegung der Faden eben an dieser Stelle in zwei Teile getrennt wird, von denen jeder von zwei Heterocysten, einer älteren und einer jüngeren, begrenzt ist; so erklärt sich die häufig ungleiche Größe der zu demselben Faden gehörenden Heterocysten. Es kann auch vorkommen, daß jede von den beiden, der Umbiegungsstelle gegenüberliegenden Zellen eine Querteilung erfährt und somit zwei Zellen liefert, von welchen die eine bedeutend kleiner als die andere ist. Die beiden kleineren Zellen grenzen aneinander und werden zu Heterocysten (*L*), die beiden größeren ergeben vegetative Zellen. Die Heterocysten werden nur durch eine dünne Schleimschicht zusammengehalten. Die Aufgabe der Heterocysten (Grenzzellen) wäre mithin in diesem Falle klar, sowie die Erscheinung, daß nur so selten ein Faden mit mehreren Umgängen vorkommt. Von dieser allgemeinen Regel machen diejenigen Fäden eine Ausnahme, in welchen statt zwei nur eine Heterocyste interkalar entsteht (*I*), was aber selten vorkommt und eine Annäherung an die Sektion *Euanabaena* andeutet. Die Fäden können auch anormal entzweigerissen werden in der Weise, daß statt zwei Heterocysten deren drei an den Fadenenden vorkommen (*K*).

Diese *Anabaena* kommt oft im Plankton des Demangan-Sees vor und verleiht ihm ein charakteristisches Aussehen; ihre Farbe ist blaßblau. In ihrem Habitus ist sie der *Anabaena circularis* G. S. West sehr ähnlich; ich vermute, daß die Entwicklung der beiden in derselben Weise vor sich geht, obwohl G. S. West darüber, wie auch über die Sporen nichts berichtet; er hat sie nicht im sporenbildenden Stadium gefunden.

A. Tanganyikae G. S. West, Journ. Linn. Soc., Bot., V. XXXVIII, S. 170. T. 10, Fig. 3 *a, b, c, d.*

Trichomatibus brevissimis, spiraliter contortis, anfractibus 1—2 (plerumque circa $1^{1}/_{5}$), evaginatis, inter cellulas non constrictis, utroque fine heterocysta terminatis; cellulis cylindricis, diametro 2—3-plo longioribus (3·5—8·5 μ longis), utroque polo truncatis; cytoplasmate minute granulato, pallide aeruginoso; heterocystis oblongo-ellipticis;

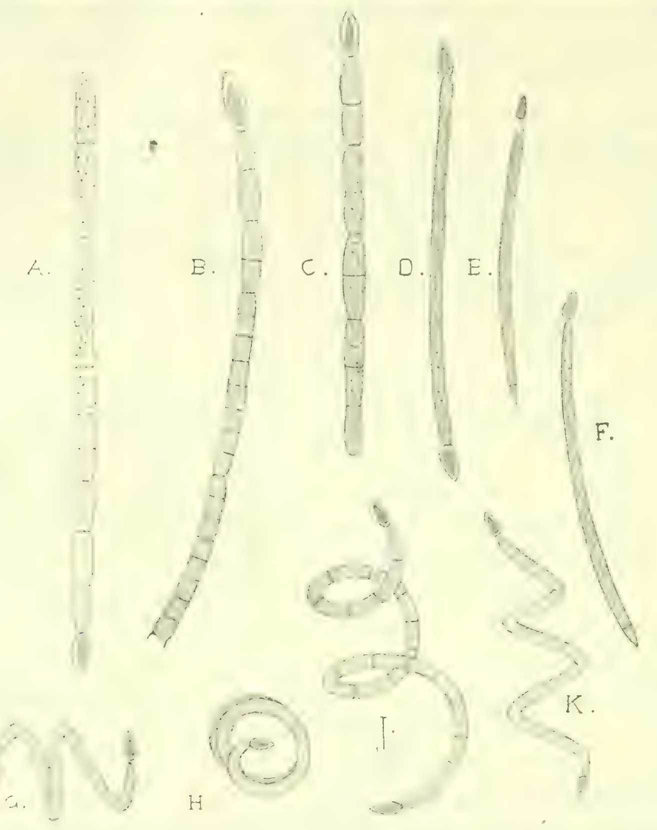


Fig. 10. *Anabaenopsis Raciborskii* n. sp. A, B, C: Ältere Fäden. — D, E, F: Jüngere Fäden, Querwände undeutlich. — G, H, I, K: Spiral zusammengedrehte Fäden.

sporis ellipticis, solitariis?, ab heterocystis plerumque remotis, episporio laevi et hyalino.

Crass. trichom. 2·4—2·6 μ; long. heterocyst. 5·5 μ; lat. heterocyst. 3 μ; long. spor. 13 μ, lat. spor. 7 μ.

Hab. Tanganyika-See, Plankton.

A. Raciborskii n. sp.

Filis brevibus, rectis, rarius spiraliter contortis, anfractibus 1—

$2^1/_2$, inter cellulas leviter constrictis, utroque fine heterocysta terminatis. Cellulis cylindricis, diametro aequalibus vel 2—4-plo longioribus; cytoplasmate valde granulato, pallide aeruginoso; heterocystis oblongo-conicis. Sporae ignotae.

Crass. trich. 2·5—4 μ, long. ad 200 μ; long. heter. 5—7 μ, lat. heter. 2—2·5 μ.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. (Fig. 10).

Die Fäden gewöhnlich sehr kurz, häufig nur aus einigen we-

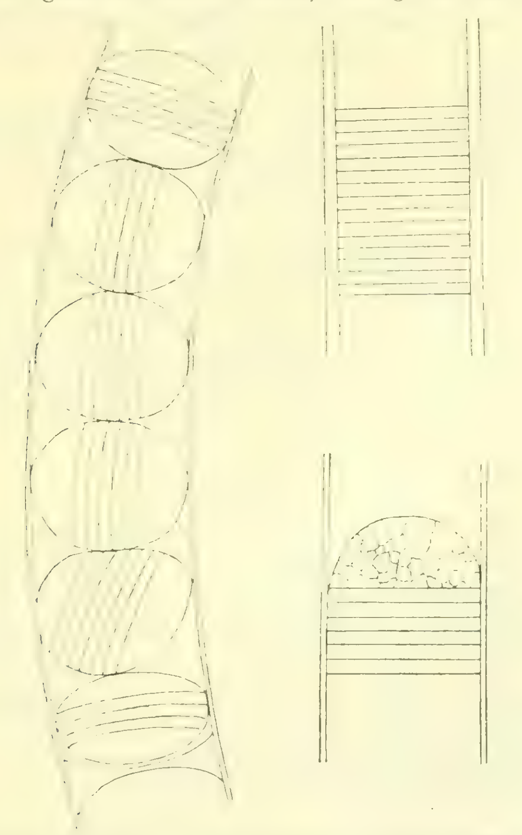


Fig. 11. *Lyngbya major* Menegh.? (Zeichnungen nach lebendem Material von Herrn Prof. M. Raciborski verfertigt).

nigen Zellen bestehend; ausnahmsweise eine Länge von 200 μ erreichend. Breite veränderlich; die der jüngeren Fäden 2—2·5 μ, die der älteren bis 4 μ. Die jüngeren Fäden weisen keine Einschnürungen an den Zellgrenzen auf, ihre Zellen sind von zylin-

drischer Gestalt. die Querwände infolge ihrer Zartheit und der körnigen Beschaffenheit des Zellinhalts kaum sichtbar (*D, E, F, G, H, K*). Die älteren Fäden sind leicht eingeschnürt und die körnigen Massen erscheinen in der Mitte zusammengehäuft (*A, C*). Die Fäden sind gewöhnlich gerade oder leicht gekrümmt, selten werden Spiralen mit 1—$2^1/_2$ Umgang angetroffen (*G, H, I, K*). Heterocysten länglich-kegelförmig, werden in der Weise gebildet, daß ein Fadenende zugespitzt und mittels einer Querwand abgegliedert wird (*E, F*); sie entstehen nie interkalar, was übrigens aus ihrer Gestalt ersichtlich ist. Farbe blaßblau. Sporen konnte ich leider keine beobachten.

Anabaena Raciborskii kommt zahlreich im Plankton vor, kann aber infolge ihrer Kleinheit leicht übersehen werden. Sie bildet nie Ringe, wie dies bei *A. Tanganyikae* der Fall ist.

Lyngbya Agardh.

L. major Menegh.?

Membran an älteren Fäden sehr dick, farblos. Herr Prof. Raciborski hat auf Jawa die Entstehung der charakteristischen Hormogonien beobachtet, was auf der beigefügten Zeichnung dargestellt ist.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. (Fig 11).

Oscillatoria Vaucher.

O. princeps Vaucher, Hist. Conf. (1803), S. 190; Gomont in Ann. Sc. Nat., 7. sér. Bot., XV (1892), S. 206, T. 6, Fig. 9.

Hab. Quellenteich Demangan, Ratoedjaja, Gajamprit, Mipitan. Häufig.

O. limosa Ag., Dispos. Alg. Suec., S. 35; Gomont a. a. O., S. 210, T. VI, Fig. 13.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Häufig.

O. Raciborskii n. sp.

Trichomata solitaria, luteo-viridia, valde elongata, ad genicula non constricta, 8—9 μ crassa, apicem versus attenuata et eximie flexuosa; articulis diametro trichomatis duplo brevioribus, apicalibus subquadratis, protoplasmate valde granuloso cum pseudovacuolis; cellula apicalis obtusa; calyptra nulla.

Hab. Rawa Demangan. Plankton. Bildet Wasserblüte. (Taf. XXXIII, Fig. 4 a, b).

O. Lemmermanni n. sp.

Trichomata pallide aeruginea, sparsa, recta aut subflexuosa, ad genicula non constricta, 2—2·5 μ crassa, apice longe attenuata, flexuosa; articuli diametro 2 – 3-plo longiores, 4—6 μ longi. Protoplasma homogeneum, dissepimenta paucis granulis notata. Calyptra nulla.

Hab. Ratoedjaja bei Tjitajam (bei Buitenzorg). Zwischen anderen Algen zerstreut. (Taf. XXXIV, Fig. 26).

Spirulina Turpin.

S. Gomonti Gutwiński, Bull. de l'Acad. Sc. Cracovie (1902), S. 613, T. XL, Fig. 69.

Crass. trichom. 3—3·5 μ; spira 8—9 μ crassa. Protoplasma körnig.

Hab. Quellenteich Demangan. Plankton. (Taf. XXXVI, Fig. 12).

S. Meneghiniana Zanard., Gomont, Monographie des Oscill., T. VII, Fig. 28.

Spirae 3—3·5 μ crassae.

Hab. Quellenteich Demangan, Plankton; Mipitan, Gajamprit Sawa-Plankton.

Gloiotrichia I. Ag.

G. Raciborskii n. sp.

Fronde globosa, 1—5 mm lata, solida, molli. Trichomatibus 7—8 μ latis, ad 800 μ longis (cum pilo), laete aeruginosis, in pilum longum attenuatis; cellulis superioribus diametro brevioribus, inferioribus aeque longis aut longioribus quam crassis; sporis cylindricis aut oblongo-ellipticis, sine vagina 15—25 μ crassis, ad 50 μ longis; tegumento exteriore luteo. Heterocystis globosis, 5—10 μ latis.

Crass. trich. ad bas. 7—8 μ; crass. heterocyst. 5—6 μ; lat. spor. 15 – 25 μ, long. spor. ad 50 μ.

Fäden in reichliche Gallerte eingebettet; manchmal einzeln umherschwimmend, dann mit sehr regelmäßig ausgebildeter, gallertiger Hülle. Kleine Kolonien häufig aus nur einigen Fäden zusammengesetzt. Die Membran an der Ansatzstelle des Fadens sehr dick, geschichtet, hellbraun. Die Fäden nur selten aus der Gallerte heraustretend.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. (Fig. 12).



Eig. 12. *Gloiotrichia Raciborskii* n. sp. A: Einsamer, fertiler Faden in reichlich entwickelter Gallerte eingebettet. — B: Jüngerer Faden mit deutlicher Scheide. — C: Sehr junger Faden.

G. Lilienfeldiana n. sp.

Fronde globosa, solida, molli; trichomatibus 7—8 μ latis, aerugineis, in pilum longum attenuatis. Cellulis superioribus diametro brevioribus, inferioribus cylindricis. Heterocystis 8—10 μ latis, globosis vel ellipticis; sporis cylindricis, sine vagina 15 μ latis, ad 55 μ longis, tegumento exteriore hyalino.

Weicht von der vorhergehenden durch die größere Fadenlänge

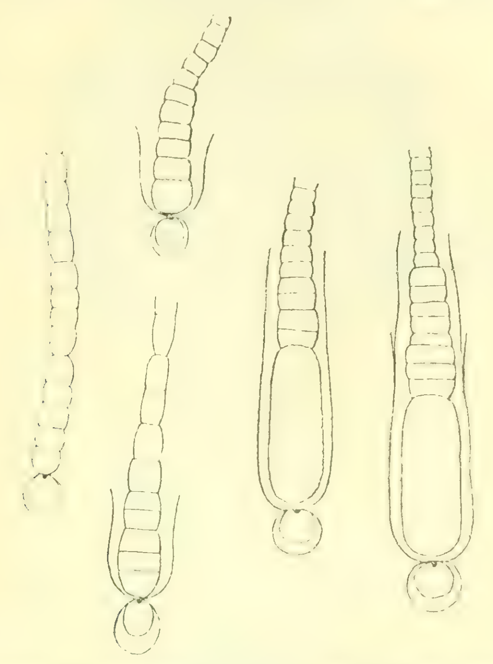


Fig. 13. *Gloiotrichia Lilienfeldiana* n. sp. — Verschiedene Entwicklungsstadien.

ab, welche durch die die $^1/_3$—$^1/_2$ Länge des gesamten Fadens ausmachende Borstenlänge bewirkt wird. Hülle dick, farblos, an der Peripherie der Verschleimung unterliegend, geschichtet; Schichten voneinander nicht abstehend. Heterocysten einzeln bei beiden Arten vorkommend.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. (Fig. 13).

Aphanothece Naeg.

A. microscopica Naeg., Einzell. Alg., S. 59, T. I, Fig. H.

Lg. 6—7 μ, lt. 5 μ.

Hab. Bagendit bei Garoet. Plankton. (Fig. 14).

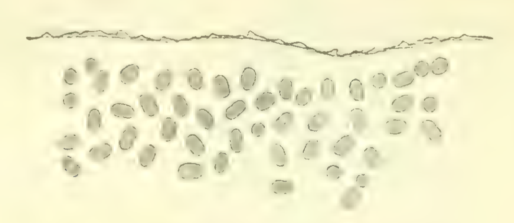


Fig. 14. *Aphanothece microscopica* Naeg.

A. stagnina (Sprengel) A. Br.

Lt. 3 μ, lg. bis 15 μ.

Lager bräunlich, ungeregelmäßig, bis walnußgroß, im Innern mit vielen Kalkkristallen.



Fig. 15. *Aphanothece stagnina* (Sprengel) A. Br. — A: Einzelne Zellen. — B: Kolonien in natürlicher Größe.

Hab. Bagendit bei Garoet. Plankton. (Fig. 15).

— *v. prasina* A. Br.

Lg. 5—8 μ, lt. 3—4 μ. (Ohne Kalkkristalle).

Hab. Bagendit bei Garoet. Plankton. (Fig. 16).

Microcystis Kütz.

M. flos-aquae (Wittr.) Kirchner in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenf., I Teil., Abt. 1 a, S. 56.

Lt. 5 μ.



Fig. 16. *Aphanothece stagnina* (Sprengel) A. Br. *v. prasina* A. Br.

Hab. Bagendit bei Garoet. Plankton; Gajamprit, Sawa-Plankton. (Fig. 17).

Merismopedia Meyen.

M. glauca Ehr., Naeg., Einz. Alg., S. 55, T. 1, Fig. D; *Gonium glaucum* Ehr., Infus. 56, T. III, Fig. 5.

Lg. 6 μ, lt. 4 μ.

Hab. Gajamprit, Mipitan, Sawa-Plankton. (Taf. XXXV, Fig. 3).

M. punctata Meyen, Wiegm. Archiv (1839), S. 67: *M. Kuetzingii* Naeg. pr. p., Einzell. Algen S. 55.

Lg. 3 μ.

Hab. Gajamprit. Sawa-Plankton. Selten. (Taf. XXXVI, Fig. 2).

Rhabdoderma Schmidle et Lauterborn.

Rh. lineare Schmidle et Laut. *v. spirale* n. v.



Fig. 17. *Microcystis Flos-aquae* Kütz.

Cellulis cylindricis, 5 μ longis, 1·5 μ latis.

Bildet kurze Spiralen.

Hab. Bagendit bei Garoet. Plankton. Zerstreut. (Taf. XXXIV, Fig. 7).

Chroococcus Naeg.

Ch. turgidus Kütz. *v. mipitanensis* n. v.

Cell. ad 18 μ.

Zellen eiförmig, mit schmutzig olivengrünem Zellinhalt, einzeln (selten) oder zu zwei bis acht. Am häufigsten achtzellige Kolonien, welche in einer geräumigen, gallertigen, durchsichtigen, ungeschich-

teten Hülle stecken. Weicht von *Chr. turgidus v. subnudus* Hansg. durch die gut entwickelte Membran und Anordnung der Kolonien ab.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. Häufig. (Taf. XXXVI, Fig. 4).

Flagellatae.

Dinobryon Ehrenb.

D. Sertularia Ehr., Lemm., Kryptogfl. d. Mark Brand., III,



Fig. 18. *Dinobryon Sertularia* Ehr.

H. 3 (1908), S. 461; Bernard, Protococc. et desm. d'eau douce, S. 208, T. XVI, Fig. 570.

Kolonien dicht, büschelartig, gewöhnlich aus 4 nebeneinander liegenden Zellen zusammengesetzt. Gehäuse vasenförmig. 32—35 μ lang.

Hab. Quellenteich Demangan. Plankton; Depok. Selten. (Fig. 18; Taf. XXXIV, Fig. 23).

Trachelomonas Ehrb.

Tr. volvocina Ehrb., Infus., S. 48, Taf. II, Fig. 29; F. v. Stein, Der Organismus der Infus. III, 1, Taf. XXII, Fig. 1—11.

Lt. bis 20 μ.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. Sehr häufig. (Fig. 19, I).

Tr. hispida (Perty) Stein, Organismus. III: 1, Taf. XXII, Fig. 21, 24—33.

Lg. 25—40 μ, lt. 15—30 μ.

Form und Größe in weiten Grenzen veränderlich, was mit der Verschiedenheit der Standorte zusammenhängen mag, weil auf einem und demselben Standort Form und Größe konstant sind, und zwar:

Tr. hispida: Fig. 19 E gehört zu den größten Exemplaren dieser Art; stammt aus Sawa Mipitan, wo sie in Gesellschaft von *Oscillatoria major*, *Chroococcus turgidus* u. s. w. auftritt.

Tr. hispida: Fig. 19 H stammt aus Bagendit bei Garoet.

Tr. hispida: Fig. 19 L aus Sawa Mipitan, wo sie neben *Stephanodiscus Zachariasi* vorkommt.

Tr. hispida: Fig. 19 M stammt aus Sawa Mipitan, wo sie mit *Surirella* zusammen vorkommt.

Hab. Mipitan, Gajamprit. Sawa-Plankton; Bagendit bei Garoet. Plankton. (Fig. 19, E, H, L, M).

Tr. armata (Ehr.) Stein, Organismus III. 1, Taf. XXII, Fig. 37.

Lg. 36 μ, lt. 30 μ.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. Häufig. (Fig. 19, G).

Tr. affinis Lemm. *v. planctonica* n. v.

Lg. 45 μ, lt. 25 μ.

Gehäuse gelbbraun, an der Oberfläche deutlich rauh. Sonst wie die typische Form.

Hab. Rawa Demangan. Plankton. Zwischen anderen Planktonten zerstreut. (Fig. 19, C).

Tr. Treubi n. sp.

Cellulis (cum cornu) 20—40 μ longis, 15—20 μ latis, parte posteriore cornu praeditis.

Gehäuse im mittleren Teile queroval, deutlich rauh, mit schräg abgestützter Mündung. Kragen und Endstachel scharf vom mittleren Teile abgesetzt. Der Kragen gewöhnlich 5—8 μ lang, 6 μ breit, der Mittelteil 10—15 μ lang, 15—20 μ breit, der Endstachel 10—14 μ lang.

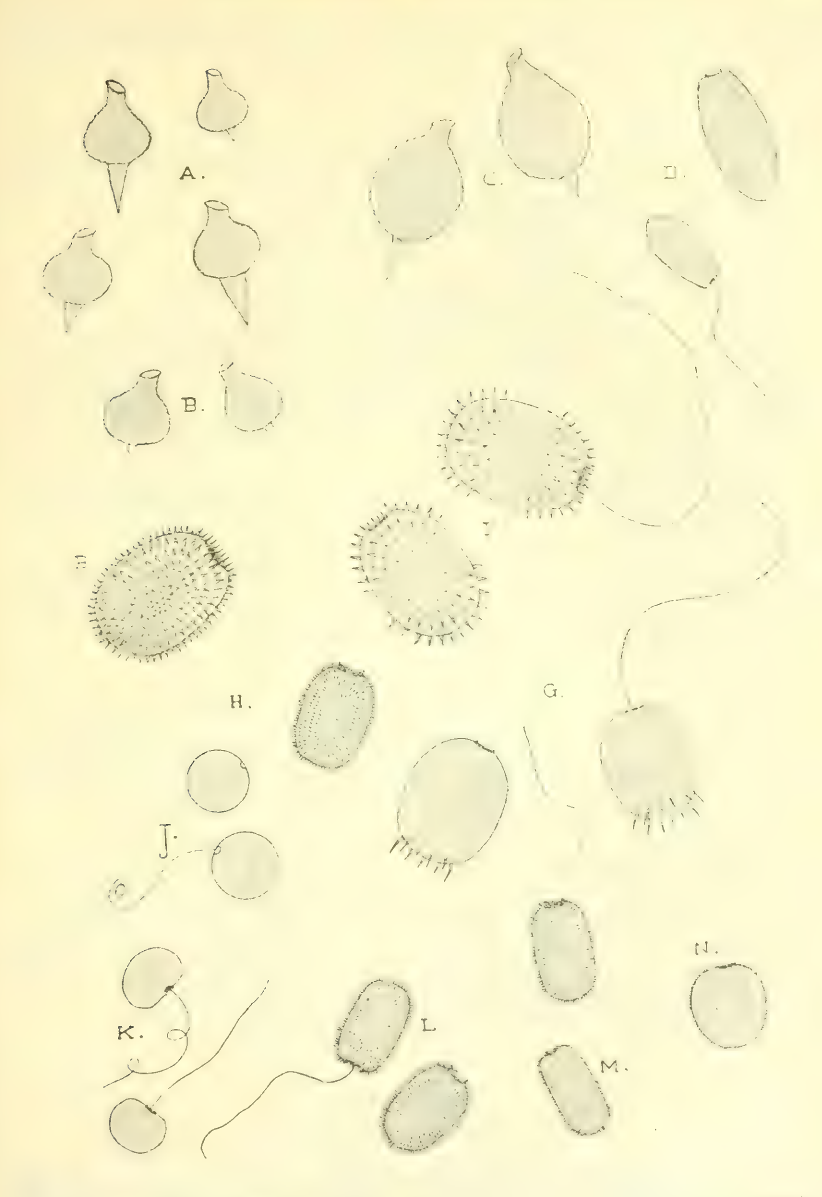


Fig. 19. A: *Trachelomonas Treubi* n. sp. — B: *Tr. Treubi* n. sp. *v. javanica* n. v. — C: *Tr. affinis* Lemm. *v. planctonica* n. v. — D: *Tr. Lemmermanni* n. sp. — E, H, L, M: *Tr. hispida* (Perty) Stein. — F: *Tr. Raciborskii* n. sp. — G: *Tr. armata* (Ehrenb.) Stein. — I: *Tr. volvocina* Ehrenb. — K: *Tr. Bernardi* n. sp. — N: *Tr. Westi* n. sp.

Hab. Rawa Demangan, Plankton; zwischen anderen Planktonten selten. (Fig. 19, A).

— *v. javanica* n. v.

Lg. bis 25 μ, lt. 18—20 μ.

Kragen 8 μ lang, Mittelteil 10—12 μ lang, Endstachel kurz, bis 5 μ lang, etwas abgerundet.

Hab. Rawa Demangan, Plankton. Selten. (Fig. 19, B).

Tr. Raciborskii n. sp.

Cellulis ellipticis, 40 μ longis, 30 μ latis, membrana crassa ornatis, spinis fortibus atque aequalibus utroque fine praeditis.

Gehäuse oval, dunkelbraun, mit kräftigen, gleichlangen Stacheln nur an den beiden Enden dicht besetzt.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. Häufig. (Fig. 19, F).

Tr. Lemmermanni n. sp.

Cellulis ovoideis, 26 μ longis, 13 μ latis, cum membrana evidenter punctata.

Gehäuse eiförmig, gelbbraun, mit deutlichen, dicht stehenden Wärzchen besetzt.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. Häufig. (Fig. 19, D).

Tr. Bernardi n. sp.

Cellulis latioribus quam longis, 10—15 μ longis, 15—18 μ latis.

Gehäuse oval, vorne abgeplattet, am Hinterende abgerundet, breiter als lang, glatt, gelbbraun. Geißelöffnung ringförmig verdickt.

Hab. Mipitan, Sawa-Plankton. Häufig. (Fig. 19, K).

Tr. Westi n. sp.

Cellulis ovalibus, in parte anteriore latioribus quam in posteriore, 18 μ longis, 15 μ latis; membrana spinis densis praedita.

Zellen breitoval, am Vorderende etwas breiter als am Hinterende, gelbbraun, mit vielen feinen Stacheln besetzt.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Häufig. (Fig. 19, N).

Peridinieae.

Ceratium Schrank.

C. hirundinella O. F. Müller, welches in europäischen Wasserbehältern so oft Wasserblüten bildend auftritt, kommt auf Jawa zwar häufig, aber in geringen Mengen vor. In dem von mir untersuchten Material tritt es nur in der Dreihörnerform auf, die Hörner von verschiedener Dicke und Länge; die Vierhörnerform

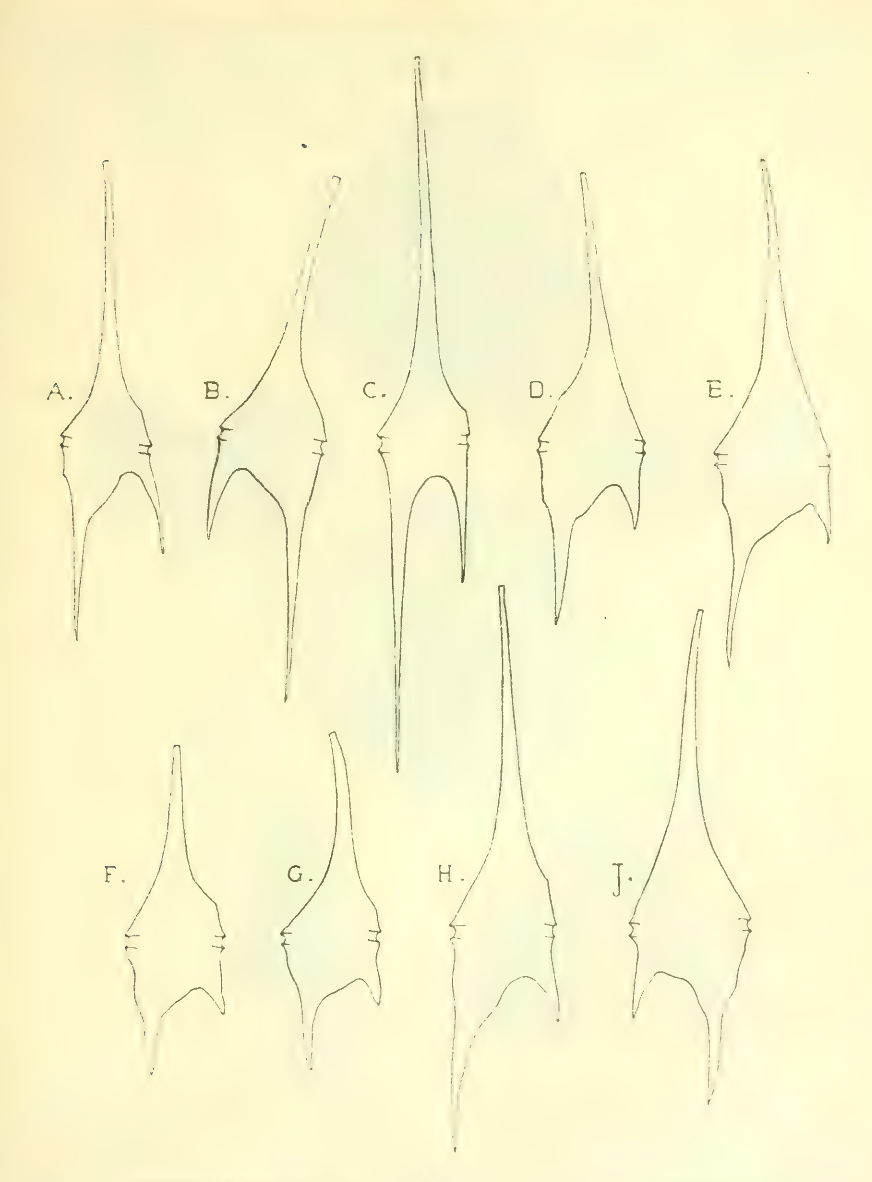


Fig. 20. *Ceratium hirundinella* O. F. Müller. — A, B, C: aus Rawa Demangan. — D, E: aus Bagendit. — F, G, H, I: aus Telaga warna.

habe ich kein einziges Mal bemerkt. Die größte von mir gemessene Länge betrug 330 μ bei 42 μ Breite; die antapikalen Hörner wa-

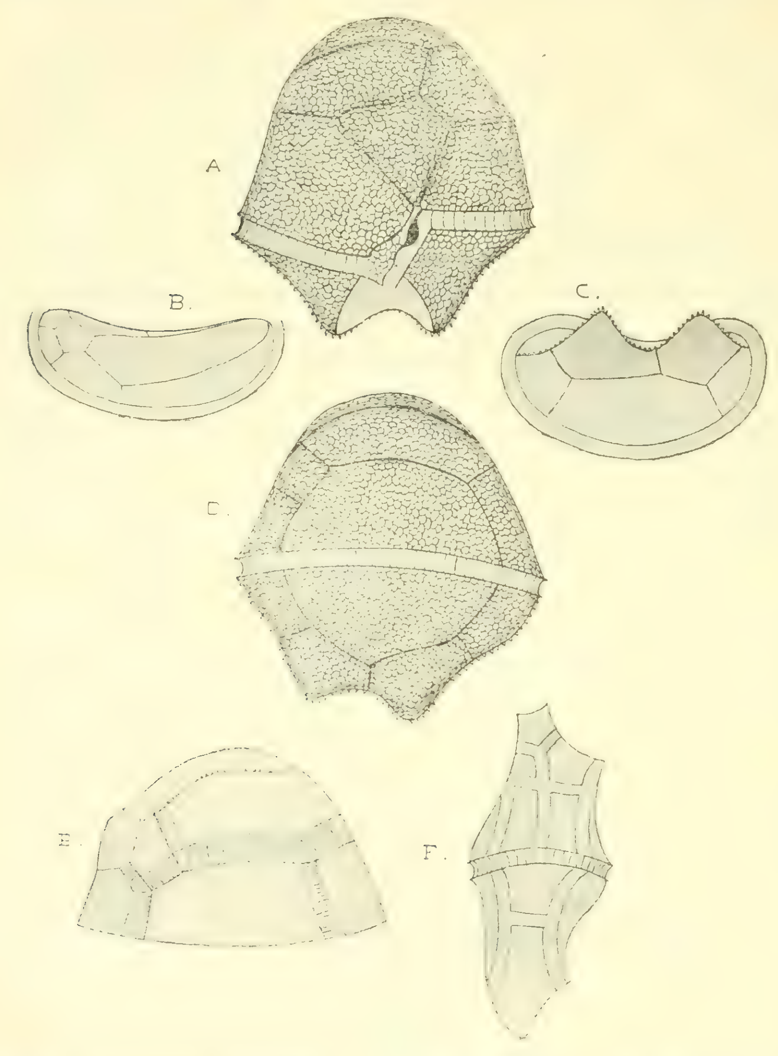


Fig. 21. *Peridinium Raciborskii* n. sp. A: Ventralansicht. — B: Epivalva. — C: Hypovalva. — D: Dorsalansicht. — E: Hinterer Teil der Epivalva. — F: Seitenansicht

ren bei diesem Exemplar ganz parallel (Fig. 20, C). Die größte Formenmannigfaltigkeit zeigten die Ceratien aus Telaga warna, in-

dem sie beträchtliche Unterschiede in Längenverhältnissen und Gestalt aufwiesen. Die Exemplare mit gedrungener Gestalt (Fig. 20, F, G) und sehr kurzen Antapikalhörnern wiesen eine Länge von 150 μ, eine Breite von 45 μ auf.

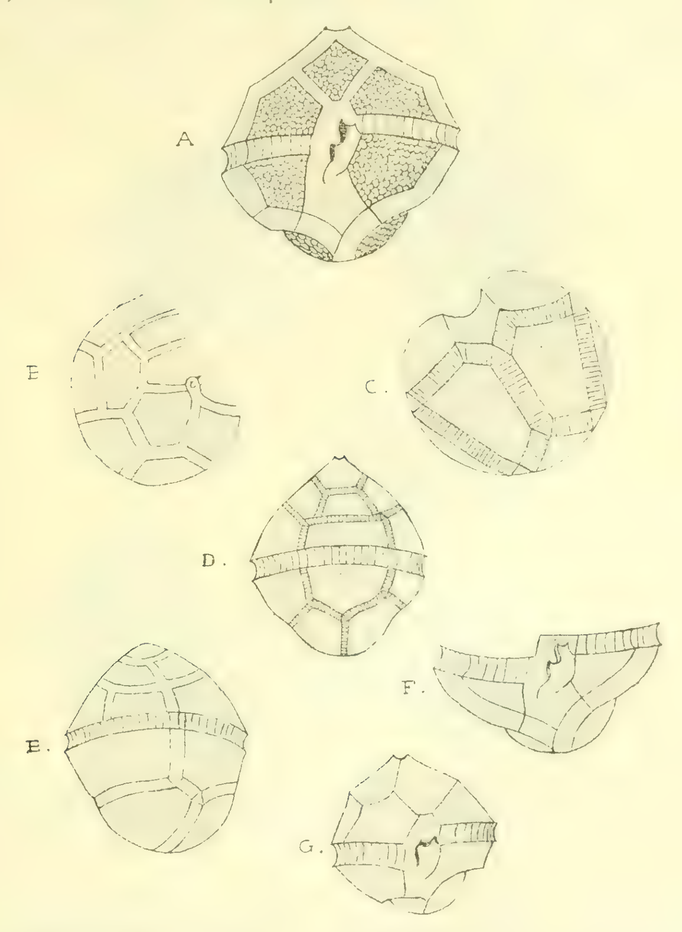


Fig. 22. *Peridinium Gutwinskii* n. sp. — *A:* Ventralansicht. — *B:* Epivalva. — *C:* Hypovalva. — *D:* Dorsalansicht. — *E:* Seitenansicht. — *G:* Jüngeres Exemplar. —

C. hirundinella kommt, Sawa ausgenommen, überall zerstreut vor; aus den Figuren ist ersichtlich, daß es nicht so deformiert ist, wie in einigen afrikanischen Seen. Wie erwähnt, bildet es nirgends Wasserblüten.

Peridinium Ehrenb.

P. Raciborskii n. sp.

Peridinium paene aeque latum ac longum, 80—100 μ longum 70—90 μ latum; corpore in partes inaequales duas fossa transversa diviso, parte apicali majore; fossa transversa spiraliter disposita; fossa longitudinali usque ad marginem posteriorem extensa sed a parte apicali paene exclusa; margine dextro fossae longitudinalis in dentem extenso.

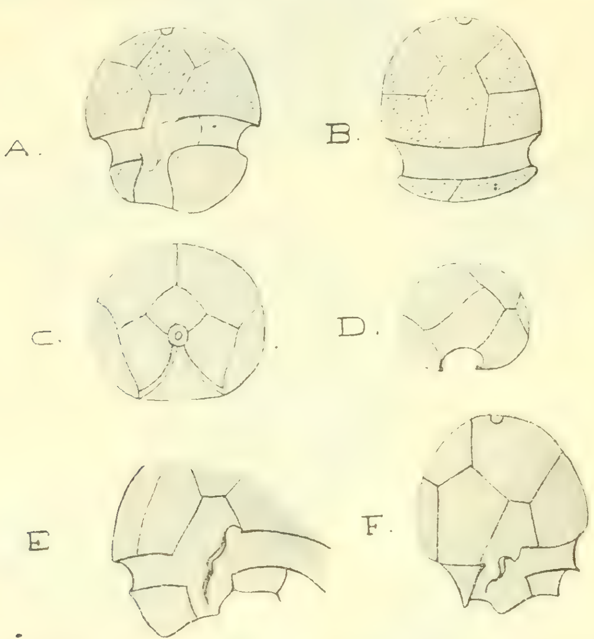


Fig. 23. *Peridinium umbonatum* Stein v. *inaequale* Lemm. *A:* Ventralansicht. — *B:* Dorsalansicht. — *C:* Epivalva. — *D:* Hypovalva. — *E:* Teil der Ventralansicht. — *F:* Hypovalva abgeworfen.

Epivalva cum 7 tabulis: 1 *r*, 2 *vap*, 2 *map*, 2 *dap*. Hypovalva cum 7 tabulis: 5 *pst*, 2 *at*; tabulis antapicalibus in duo cornua valde inflatis.

Hab. Sitoe Ratoedjaja, sehr häufig. Quellenteich Demangan, Sitoe Tjibenong, Plankton, selten. (Fig. 21).

Peridinium Raciborski steht dem *P. Westii* Lemm. nahe, weicht jedoch von demselben in vielen Punkten bedeutend ab. Die Zellen dorsoventral stark abgeplattet, die Epivalve helmartig, die Hypovalve kleiner, ihre beiden Antapikalplatten hornartig gewölbt. Apex fehlend. Die rechten Tafeln der Epivalve viel größer als die lin-

ken. Rechte *map* zentral, linke *map* 5-eckig; rechte *dap* bis zur rechten *vap* reichend. Platten stark areoliert. Interkalarstreifen je nach dem Alter verschieden breit. Chromatophoren braun.

P. cinctum (Müller) Ehrenb., Infus. S. 257, T. XXII, Fig. 22; Stein, Organismus III, 2, T. XII, Fig. 9—19; Schilling, Perid. S. 70, T. III, Fig. 22.

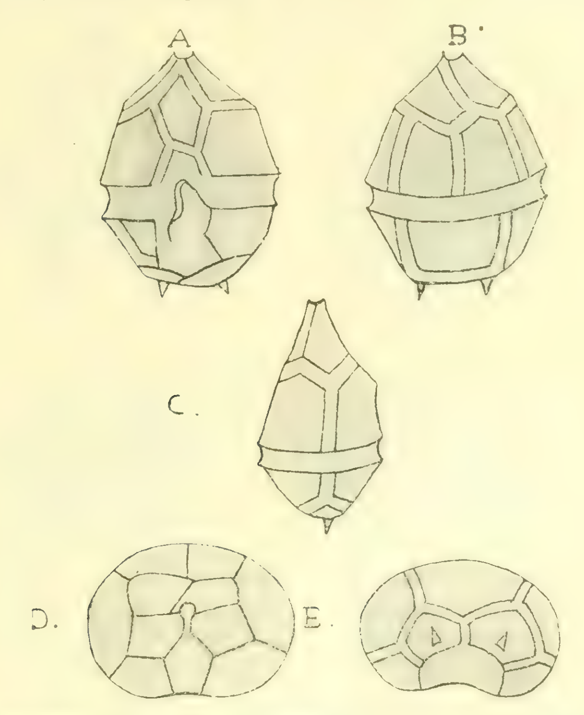


Fig. 24. *Peridinium (Peridiniopsis) Treubi* n. sp. — *A:* Ventralansicht. — *B:* Dorsalansicht. — *C:* Seitenansicht. — *D:* Epivalva. — *E:* Hypovalva.

Lg. 50 μ, lt. 45 μ.

Hab. Quellenteich Demangan, Plankton. Selten.

P. Gutwińskii n. sp.

Peridinium aeque longum ac latum, 50—60 μ longum, 50—60 μ latum; corpore in partes aequales duas fossa transversa diviso. Fossa transversa spiraliter disposita; fossa longitudinalis in partem apicalem extensa, in marginem posteriorem autem non extensa. Epivalva cum 7 tabulis, 1 *r*, 2 *vap*, 3 *map*, 1 *dap*. Hypovalva cum valvis 5 *pst*, 2 *at*. Tabulae antapicales valde inflatae.

Hab. Telaga warna. Plankton. (Fig. 22).

Die beiden Antapikalplatten halbkugelig gewölbt, wodurch eine sehr charakteristische Gestalt erlangt wird. Apex vorhanden. Platten stark areoliert. Chromatophoren braun. Im Plankton massenhaft.

P. umbonatum Stein *v. inaequale* Lemm., Kryptog.-fl. Mark Brandenb., III. Bd., 4. Heft, S. 670.

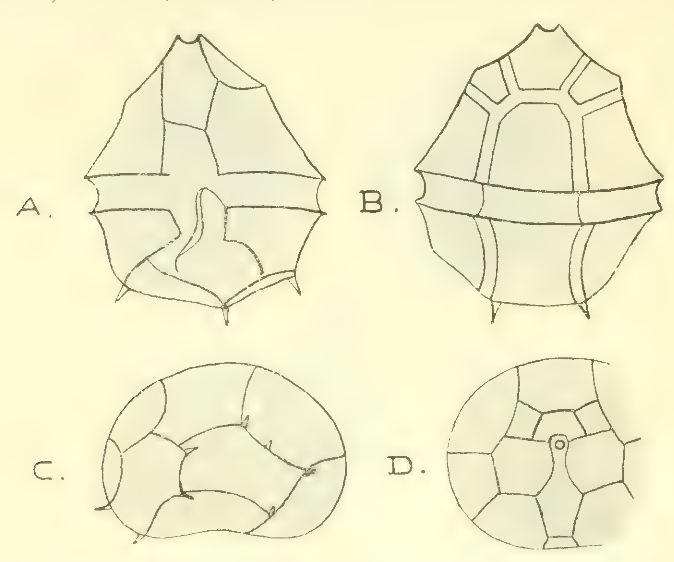


Fig. 25. *Peridinium marchicum* Lemm. *v. javanicum* n. v. — *A*: Ventralansicht. — *B*: Dorsalansicht. — *C*: Hypovalva. — *D*: Epivalva.

Lg. bis 26 μ, lt. bis 24 μ.

Hab. Depok, zwischen anderen Algen. (Fig. 23).

P. umbonatum Stein *v. papilliferum* Lemm.

Lg. 25 μ, lt. 22 μ.

Hypovalva mit feinen Papillen besetzt.

Hab. Gajamprit, Sawa-Plankton. Massenhaft. Telaga warna, selten.

P. (*Peridiniopsis*) *Treubi* n. sp.

Peridinium 38—40 μ longum, 28 μ latum; corpore in partes inaequales duas fossa transversa diviso, parte apicali majore; fossa transversa paene circulari; fossa longitudinali in partem apicalem extensa et marginem posteriorem versus valde dilatata. Membrana subtilissime reticulata. Epivalva conica cum 6 *pr*, 1 *r*, 2 *vap*, 2 *dap*; hypovalva cum 5 *pst*, 2 *at*, cum una spina in tabula antapicali unaquaque.

Hab. Rawa Demangan. Plankton. Häufig. (Fig. 24).

— *v. minor* n. v.

Lg. bis 28 μ, lt. 20—22 μ.

Von der typischen Form unterscheidet es sich nur durch die Größe.

Peridinium Treubi steht dem *P. (Peridiniopsis) Cunningtoni* nahe, unterscheidet sich aber von demselben durch die schmächtigere Gestalt und kleinere (2) Stachelzahl. Es kommen nämlich nur zwei Stacheln vor, je einer auf jeder *at*. Gehört zu den sehr häufigen Komponenten des Demangan-Planktons, dem es ein charakteristisches Aussehen verleiht.

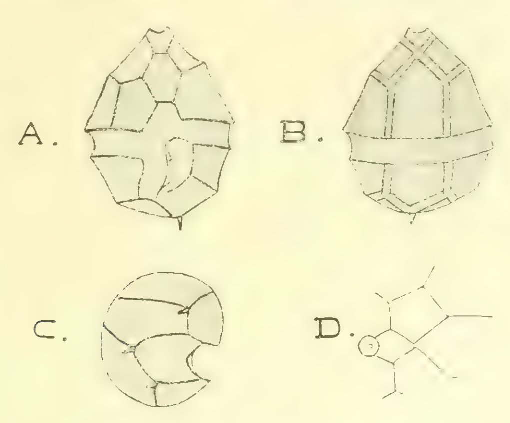


Fig. 26. *Peridinium inconspicuum* Lemm. *v. armatum* Lemm. — *A*: Ventralansicht. — *B*: Dorsalansicht. — *C*: Hypovalva. — *D*: Epivalva.

P. marchicum Lemm. *v. javanica* n. v.

Peridinium longius quam latius, 38 μ longum, 32 μ latum; corpore in partes inaequales duas fossa transversa diviso, parte apicali majore; fossa transversa paene circulari; fossa longitudinali in partem apicalem extensa. Epivalva conica cum 1 *r*, 2 *vap*, 3 *dap*. Hypovalva cum 5 *pst*, 2 *at*.

Platten konkav, areoliert; Hypovalva mit vielen Stacheln.

Hab. Depok, zwischen anderen Algen. (Fig. 25).

P. inconspicuum Lemm. *v. armatum* Lemm. a. a. O., S. 688.

Lg. 26 μ, lt. 20 μ.

Längsfurche stark auf die Epivalve übergreifend. Zellen etwas größer als bei typischer Form.

Hab. Depok, unter anderen Algen. (Fig. 26).

Spezies	Teiche		Sawa	
	Rawa Demangan	Bagendit bei Garoet	Gajamprit	Mipitan
Chlorophyceae.				
Staurastrum excavatum v. minimum	—	+	—	—
Pandorina morum	—	—	+	+
Eudorina elegans	—	—	+	—
Gonium pectorale	—	—	+	—
Pleodorina californica?	—	—	+	—
Eudorinella Wallichii	—	—	+	—
Pediastrum simplex v. radians	+	—	—	—
P. clathratum	+	—	+	—
P. clathratum v. annulatum	+	—	—	—
P. Sturmii	—	—	+	—
P. ovatum	—	—	+	—
P. Tetras	—	—	+	+
P. duplex v. clathratum	+	—	+	—
P. duplex v. asperum	—	—	—	+
P. duplex v. brachylobum	—	—	+	+
P. duplex v. genuinum	—	—	+	—
P. duplex v. cornutum	—	—	+	—
Coelastrum microporum	—	—	+	+
C. sphaericum	+	—	—	—
C. cambricum	—	—	+	+
Hariotina reticulata	—	+	—	—
Sorastrum Hathoris	—	—	—	+
Crucigenia apiculata	—	+	—	—
C. rectangularis	—	+	—	—
C. triangularis	—	+	—	—
C. Lauterbornei	—	+	—	—
Scenedesmus quadricauda	+	+	+	+
Sc. quadricauda v. maximus	—	—	+	—
Sc. opoliensis	—	—	+	—
Sc. acuminatus	+	—	+	+
Sc. bijugatus	+	+	+	+
Sc. bijugatus v. arcuatus	—	+	—	—
Sc. Hystrix	—	—	—	+
Sc. denticulatus	—	—	+	+
Rhaphidium polymorphum v. fasciculatum	—	—	—	+
Rh. polymorphum v. falcatum	+	—	+	+
Rh. polymorphum v. javanicum	+	—	—	—

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

TABLE DES MATIÈRES.

Juin 1912.

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (*A*) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (*B*) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série *A* ... 8 K; Série *B* ... 10 K.

Les livraisons du »*Bulletin International*« se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie »Spółka Wydawnicza Polska«
Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 7 K 20 h.

N° 7 *B*. JUILLET 1912

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER
DER
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1912

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR

S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR: *Vacat.*

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,

b) Classe d'Histoire et de Philosophie,

c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Académie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński,**
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

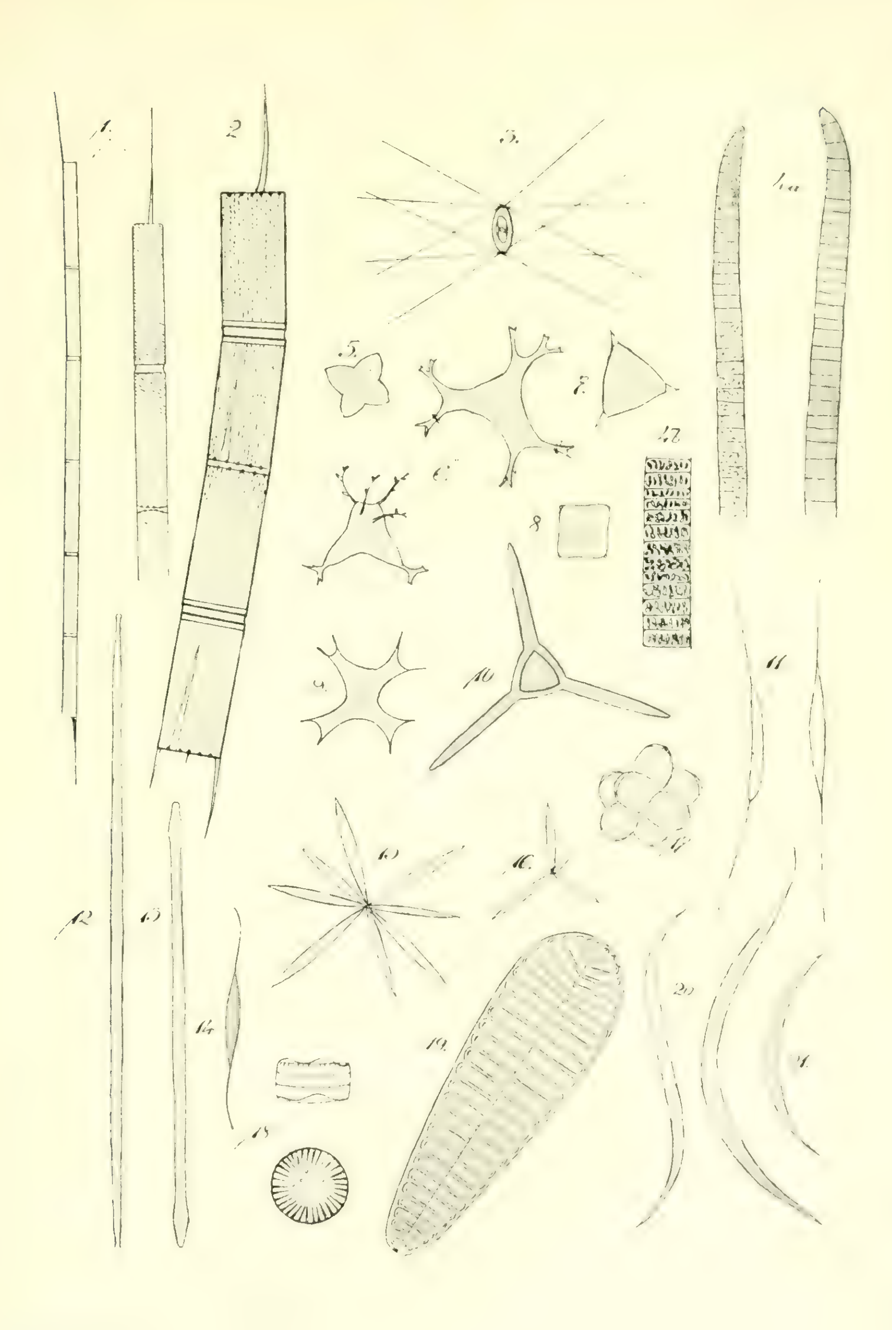
9 listopada 1912.

Nakładem Akademii Umiejętności.

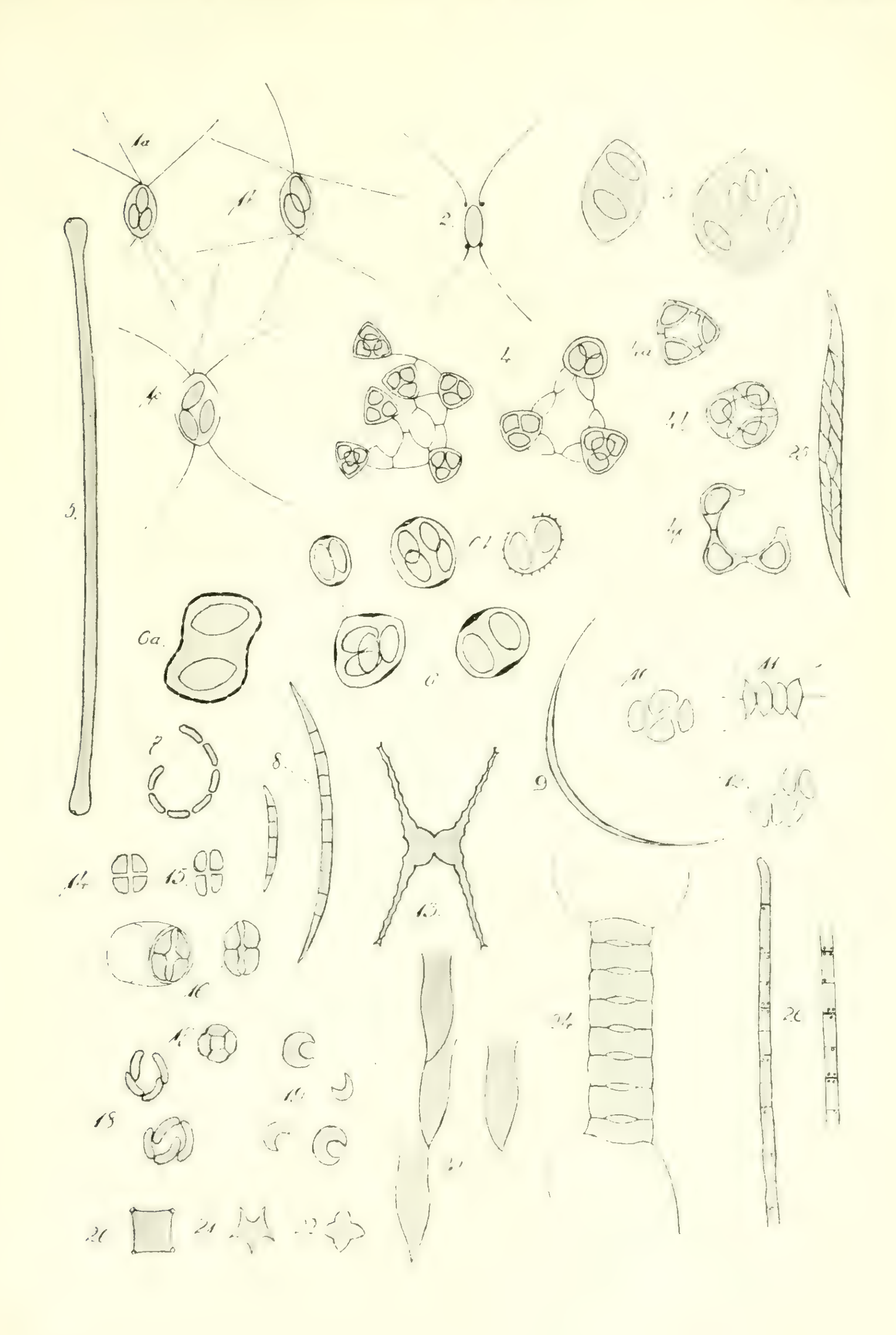
Kraków, 1912. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

Spezies	Teiche		Sawa	
	Rawa Demangan	Bagendit bei Garoet	Gajamprit	Mipitan
Rhaphidium polymorphum v. latum	—	—	+	
Rh. polymorphum v. gracile	—	—	+	—
Tetraëdron minimum	+	+	—	—
T. trigonum	+	+	—	—
T. regulare	—	+	—	—
T. caudatum	—	+	·	—
T. enorme	—	—	+	—
T. lobulatum v. brachiatum	+			—
T. hastatum	+	—	—	
T. javanicum	—	+	—	—
Kirchneriella lunaris	—	+	—	—
K. contorta	—	+	—	—
Richteriella botryoides		—	+	—
Chodatella longiseta	+	—	—	—
Ch. subsalsa	—	+	—	—
Lagerheimia genevensis	—	+	—	—
Oocystis lacustris		+	—	—
O. Chodati	—	+		—
Centratractus belanophora	—		+	—
Schroederia setigera	+	—	+	—
Actinastrum Hantzschii	+	—		—
Dictyosphaerium pulchellum	—	—	+	—
Botryococcus Braunii		+	+	+
Tetrasporidium javanicum			+	—
Bacillarieae.				
Melosira granulata	+	—	—	—
M. granulata v. angustissima	+	+	+	
Cyclotella Kützingiana	+	—	+	
C. compta	—		+	
Stephanodiscus Zachariasi	—		—	+
Asterionella gracillima	—	+	—	
Synedra Ulna v. longissima	+	—		—
S. Ulna v. splendens forma	+	—	—	—
S. Acus	+			
Navicula Pangeroni	—		+	
Eunotia Closterium	+		—	
Bacillaria paradoxa	—		—	

Spezies	Teiche		Sawa	
	Rawa Demangan	Bagendit bei Garoet	Gajamprit	Mipitan
Surirella robusta v. splendida	—	—	+	+
S. linearis	—	—	—	+
S. ovalis	—	—	—	+
S. plana	+	—	—	
Myxophyceae.				
Nostoc carneum	—	—	+	—
Anabaena sphaerica v. tenuis	+	—	—	—
A. circularis v. javanica	+	—	—	—
A. Raciborskii	+	—	—	—
Lyngbya major?	—	—	+	—
Oscillatoria princeps	—	—	+	+
O. limosa	—	—	+	—
O. Raciborskii	+	—		—
Gloiotrichia Raciborskii	—	—	+	—
Gl. Lilienfeldiana	—	—	+	—
Spirulina Gomonti	—	—	+	—
S. Meneghiniana	—	—	+	—
Aphanothece microscopica	—	+	—	—
A. stagnina	—	+	—	—
A. stagnina v. prasina	—	+	—	—
Microcystis flos-aquae	—	+	+	—
Merismopedia glauca	—	—	+	+
M. punctata	—	—	+	—
Rhabdoderma lineare v. spirale	—	+	—	—
Chroococcus turgidus v. mipitanensis	—	—	—	+
Flagellatae.				
Trachelomonas volvocina	—	—	—	+
Tr. hispida	—	+	+	+
Tr. armata	—	—	—	+
Tr. affinis v. planctonica	+	—	—	—
Tr. Treubi	+	—	—	—
Tr. Treubi v. javanica	+	—	—	—
Tr. Raciborskii	—	—	—	+
Tr. Lemmermanni	—	—	—	+
Tr. Bernardi	—	—	—	+
Tr. Westi	—	—	+	—



J. Wołoszyńska.



J. Wołoszyńska.

Spezies	Teiche		Sawa	
	Rawa Demangan	Bagendit bei Garoet	Gajamprit	Mipitan
Peridineae.				
Ceratium hirundinella	+	+	—	—
Peridinium umbonatum v. papilliferum	—	—	+	—
P. Treubi	+	—	—	—
P. Treubi v. minor	+	—	—	—

Aus dem Biologisch-botanischen Institut der Universität in Lwów (Lemberg).

Erklärung der Tafeln.

Taf. XXXIII. Rawa Demangan.

Fig. 1. *Melosira granulata* Ehr. *v. angustissima* O. Müll.
Fig. 2. *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs.
Fig. 3. *Chodatella longiseta* Lemm.
Fig. 4. a, b. *Oscillatoria Raciborskii* n. sp.
Fig. 5, 8. *Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hansg.
Fig. 6. *Tetraëdron lobulatum* (Naeg.) Hansg. v. *brachiatum* Reinsch.
Fig. 7. *Tetraëdron trigonum* (Naeg.) Hansg.
Fig. 9. *Tetraëdron lobulatum* (Naeg.) Hansg.
Fig. 10. *Tetraëdron hastatum* (Reinsch) Hansg.
Fig. 11. *Schroederia setigera* (Schroeder) Lemm.
Fig. 12. *Synedra Ulna* (Nitzsch) Ehrb. v. *longissima* V. H.
Fig. 13. *Synedra Ulna* (Nitzsch) Ehrb. v. *splendens* Kuetz. forma.
Fig. 14. *Nitzschia Closterium* W. Sm.
Fig. 15, 16. *Actinastrum Hantzschii* Lag.
Fig. 17. *Coelastrum sphaericum* Naeg.
Fig. 18. *Cyclotella Küntzingiana* Thwait.
Fig. 19. *Surirella plana* G. S. West.
Fig. 20, 21. *Rhaphidium polymorphum* Fres. v. *javanicum* n. v.

Taf. XXXIV. Bagendit bei Garoet und Depok.

Fig. 1. a, b, c. *Chodatella subsalsa* Lemm.
Fig. 2. *Lagerheimia genevensis* Chodat.
Fig. 3. *Oocystis lacustris* Chodat.

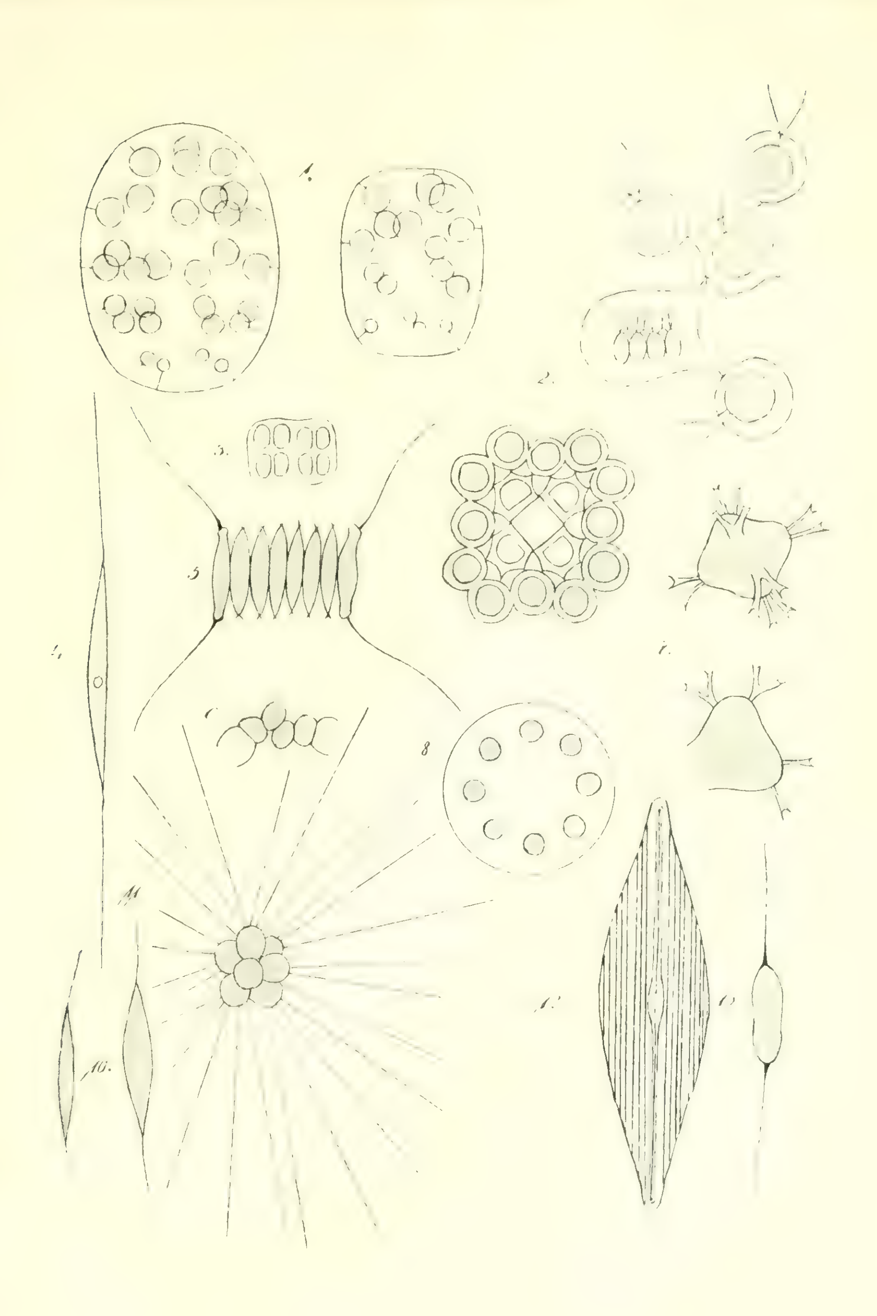
Fig. 4. a, b, c. *Hariotina reticulata* Dang.
Fig. 5. *Synedra pulchella* Kuetz.
Fig. 6. a, b. *Oocystis Chodati* n. sp.
Fig. 7. *Rhabdoderma lineare* Schmidle et Lauterb. v. *spirale* n. v.
Fig. 8. *Rhaphidium polymorphum* Fres.
Fig. 9. *Rhaphidium polymorphum* Fres. v. *gracile* n. v.
Fig. 10. *Scenedesmus bijugatus* (Turp.) Kuetz.
Fig. 11. *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb.
Fig. 12. *Scenedesmus bijugatus* (Turp.) Kuetz. v. *arcuatus* (Lemm.) W. et G. S. West.
Fig. 13. *Staurastrum excavatum* West v. *minimum* Bernard.
Fig. 14. *Crucigenia triangularis* (A. Br.) Chodat.
Fig. 15. *Crucigenia rectangularis* (A. Br.) Chodat.
Fig. 16. *Crucigenia apiculata* Lemm.
Fig. 17. *Crucigenia Lauterbornei* (Schmidle) Chodat.
Fig. 18. *Kirchneriella contorta* (Schmidle) Bohlin.
Fig. 19. *Kirchneriella lunaris* (Kirch.) Moeb.
Fig. 20. *Tetraëdron javanicum* n. sp.
Fig. 21. *Tetraëdron caudatum* (Corda) Lagerh.
Fig. 22. *Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hansg.
Fig. 23. *Dinobryon Sertularia* Ehrenb. aus Depok.
Fig. 24. *Scenedesmus perforatus* Lemm.
Fig. 25. *Rhaphidium polymorphum* Fres.
Fig. 26. *Oscillatoria Lemmermanni* n. sp.

Taf. XXXV. Gajamprit.

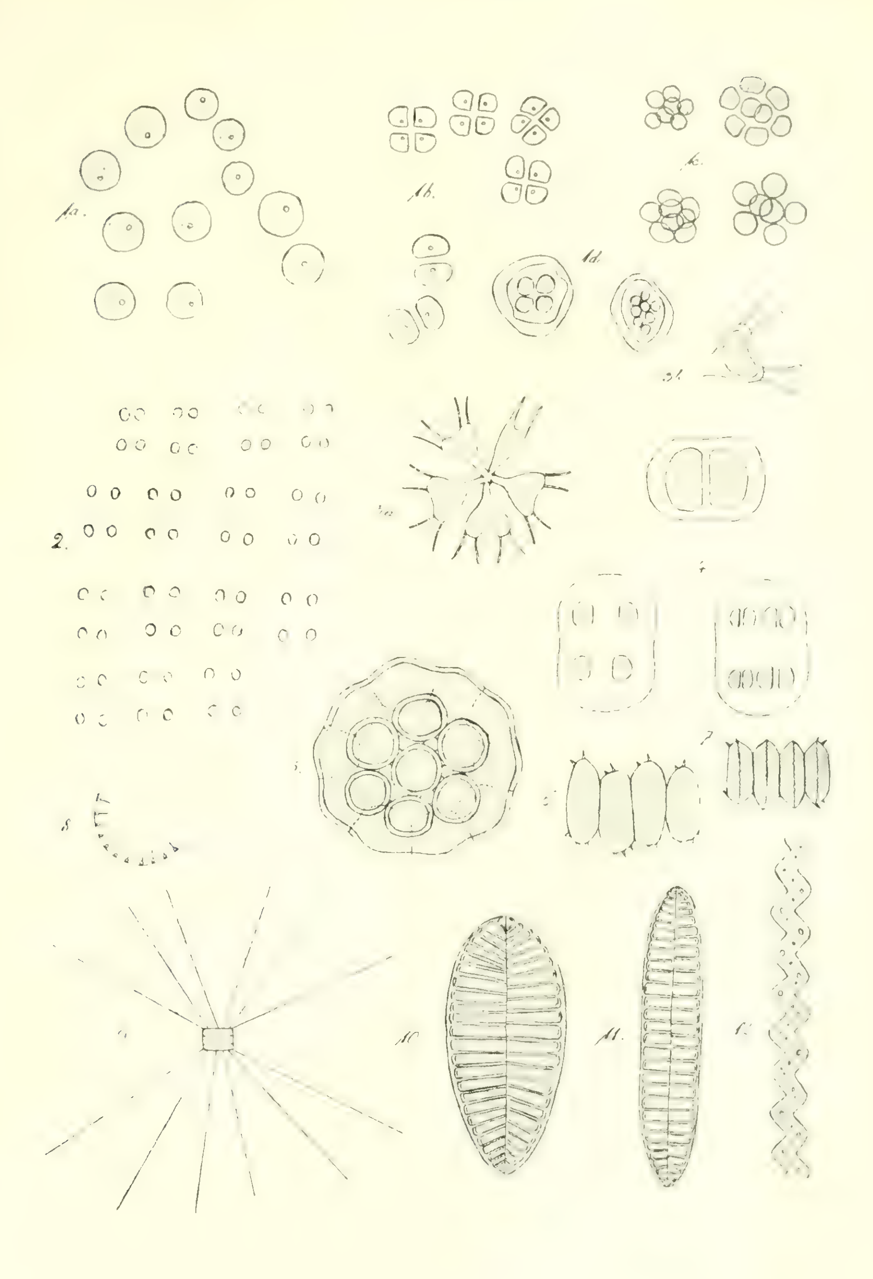
Fig. 1. *Pleodorina californica* Shaw ?
Fig. 2. *Gonium pectorale* Müll.
Fig. 3. *Merismopedia glauca* (Ehr.) Naeg.
Fig. 4. *Schroederia setigera* (Schroed.) Lemm.
Fig. 5. *Scenedesmus opoliensis* Richter.
Fig. 6. *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb.
Fig. 7. *Tetraëdron enorme* (Ralfs) Hansg.
Fig. 8. *Eudorinella Wallichii* (Turner) Lemm.
Fig. 9. *Rhaphidium polymorphum* Fres.
Fig. 10. *Rhapihdium polymorphum* Fres. v. *latum* n. v.
Fig. 11. *Richteriella botryoides* (Schmidle) Lemm.
Fiz. 12. *Navicula Pangeroni* Leud.-Fortm.
Fig. 13. *Centratractus belanophora* (Schmidle) Lemm.

Taf. XXXVI. Gajamprit und Mipitan.

Fig. 1. a, b, c, d. *Tetrasporidium javanicum* Moeb., verschiedene Entwicklungsstadien. — 1. d. *Sporangien* mit 4 u. 8 Sporen.
Fig. 2. *Merismopedia punctata* Meyen.
Fig. 3. a, b. *Sorastrum Hathoris* (Cohn) Schmidle.



J. Wołoszyńska.



J. Wołoszyńska.

Fig. 4. *Chroococcus turgidus* Kuetz. *v. mipitanensis* n. v.

Fig. 5. *Coelastrum microporum* Naeg. Die Zeichnung von Herrn Prof. M. Raciborski gemacht.

Fig. 6. *Scenedesmus denticulatus* Lagerh.

Fig. 7. *Scenedesmus Hystrix* Lagerh.

Fig. 8, 9. *Stephanodiscus Zachariasi* J. Brun.

Fig. 10. *Surirella ovalis* Bréb.

Fig. 11. *Surirella linearis* W. Sm.

Fig. 12. *Spirulina Gomonti* Gutwiński.

Krytyczny przegląd roślinności Galicyi. Część XXV. — Revue critique de la flore de Galicie. XXV[e] partie.

Note

de M. **HUGO ZAPAŁOWICZ** m. c.

présentée dans la séance du 1 Juillet 1912.

Dans cette partie l'auteur donne la description des genres: *Lunaria*, *Cochlearia*, *Kernera*, *Schiwereckia*, *Alyssum*, *Berteroa* et *Draba*. Nous signalons les nouvelles espèces et les sous-espèces suivantes:

Alyssum borysthenicum m. Exempla herbarii duo maturescentia, siliculae pro parte iam perfecte maturae, flores pauci. Planta 25—30 cm alta, caulis basi in multos alios divisus, caules numero circ. 10 pube stellata adpressa obtecti inferne suffruticosi arcuato adscendentes stricti iam supra medium subpaniculato vel corymboso multiramosi: rami numero 5—7 elongati aut pauciramulosi aut simplices, racemi maturi longiusculi; folia lineari oblanceolata subspathulata acutiuscula ad 15 mm longa superne ad 2 mm lata pilis stellatis argenteo tomentosa; sepala 1·5 mm longa obtusa, anteriora oblonga 0·7 mm lata lateralia ovalia 0·8 mm lata; petala (exsiccata pallida) 2—2·5 mm longa 0·5—0·7 mm lata in unguem longe angustata lineari cuneata minore ex parte maiora 2·7—2·8 mm longa 1—1·1 mm lata spathulata in unguem distinctiorem subsensim angustata, apice truncata retusa vel partim rotundata; filamenta longiora infra medium vel ad medium unilateraliter alata: ala superne libera producta dentiformis, filamenta breviora basi ala libera subaequilonga instructa, antherae latae 0·5 mm longae; siliculae in eisdem exemplis aut obovato subrotundae 3—3·5 mm ad 4 mm longae 2·5—3 mm latae emarginatae aut obovatae 3·5 mm longae 2·3 mm latae, valvis planis medio convexis pube stellata obtectis vel glabrescentibus obsolete venosis, stylo 0·7—1 mm longo terminatae in pedicellis firmulis 2—4 mm longis patentes, semina in

loculo quoque solitaria ovalia aptera nonnulla ala rudimentari praedita 1·5—1·8 mm longa 1—1·2 mm lata minute foveolata.

Bieletzkówka distr. Alexandria „in arenosis ad Borysthenem" a J. Paczoski 13. VII. 1909 lectum et „Alysso alpestri L. (A. tortuoso Waldst. et Kitaib.)" adnumeratum.

A proximo A. tortuoso Waldst. et Kitaib. differt statura elatiore, caulibus inferne magis suffrutescentibus arcuatis strictis longius ramosis, indumento argenteo tomentoso, foliis manifeste angustioribus longioribusque, floribus minoribus, siliculis (quae in illo ovales sunt) obovatis ad summam latioribus emarginatis, seminibus evidenter maioribus et statione maxime orient. septemtrionali.

A. serpyllifolium Marsch. Bieb. (non Desf.) Fl. taur. cauc. II p. 103 et suppl. p. 432 (A. tortuosum var. orientale DC.) „frequens in montibus calcareis Tauriae, in Iberia quoque obvium, foliis inferioribus subrotundis superioribus oblongis" etc discrepat.

A. savranicum Andrz. (Besser Enum. Volh. p. 82) „foliis obovato cuneatis, seminibus tenuissime marginatis" etc recedit.

A. argenteum Wittm. habitu, structura alarum filamentorum, seminibus (sec. DC.) submarginatis (in planta orientali sec. Boissier late alatis) etc valde divergit.

Alyssum brodense m. Exemplum deflorescens, circ. 10 cm altum, pilis stellatis cum radiis longiusculis et pilis longioribus simplicibus saepissime tamen a basi furcatis praecipue superne hirsutum canescens; radix fusiformis tenuis, caulis basi in multos alios divisus, caules florigeri numero 8 e baśi procumbenti vel arcuata adscendentes simplices, steriles breves pauci; folia densiuscula oblongo superiora oblanceolato subspathulata summum 13 mm longa 3·5 mm lata, inferiora breviora partim obovato spathulata infima iam deiecta; flores in racemo longiusculo, sepala obtusa vel obtusiuscula pilis stellatis et longioribus plerumque a basi furcatis hirsuta 2·5 mm longa rarius paulo ultra inaequalia, anteriora 1·2—1·3 mm lata oblonga lateralia 1·3—1·5 mm lata ovata concava; petala flavida 3·5 mm longa 0·7—0·8 mm lata lineari cuneata distincte emarginata dorso pilis stellatis adspersa; filamenta longiora utrinque fere usque ad apicem late alata ala altero latere apice bidenticulata, filamenta breviora ala subaequilonga libera parti infimae filamenti adnata oblonga apice bidentata fulta, antherae 0·5—0·6 mm longae, glandulae parvae breves latiusculae; capsulae iuveniles (2 mm longae) pilis stel-

latis et pilis longis flavescentibus plerumque a basi furcatis dense hirsutae, stylo 1—1·2 mm longo coronatae, inferiores in pedicellis ad 6·5 mm longis patentes. Capsulae maturae? Semina?

In Galicia septemtr. orientali: Brody „in fossis viarum“ a Kloeber lectum et „A. minimo Willd.“ (A. desertorum Stapf) adnumeratum.

Aspectu A. calycini L. A proximo A. hirsuto Marsch. Bieb. statura humiliore, caulibus adscendentibus simplicibus, foliis brevioribus densiusculis, floribus minoribus, filamentis longioribus utrinque et fere ad apicem late alatis, verisimillime siliculis minoribus etc et statione maxime septemtrionali diversum.

Ab A. campestri L. et A. micropetalo Fisch. siliculis hirsutis, stylo multo longiore etc valde recedens.

Draba aizoides L. subsp. Zmudae m. Exempla florentia et matura e Tatris valde numerosa. Planta 4—10 cm alta, radix plerumque valida et multiceps, caudiculi apice rosula densa foliorum coronati aut breves caespitem pulvinatum aut longiusculi caespitem laxiorem formantes, scapi nudi erecti vel adscendentes racemo brevi corymbiformi 3—10 floro rarius ultra manifeste longiores; folia laete viridia rigida nitidula linearia vel lineari oblonga circ. 5—15 mm longa rarius in caudiculis sterilibus longiora 1—1·5 mm ad 1·7 mm lata apice ad summam acutiuscula (acuta vel obtusiuscula) in setam exeuntia margine setis latitudinem folii subaequantibus pectinato ciliata, de cetero planta glabra, folia subtus nervo dorsali carinata; sepala viridia margine flavescentia obtusiuscula fere aequalia 3—4 mm longa 1·5—2·5 mm lata elliptica vel ovalia lateralia basi paulo saccata; petala dilute flava post exsiccationem pallescentia saepius alba vel albida 6—6·5 mm longa 2·5—3 mm lata obovato cuneata retusa, filamenta anguste linearia apicem versus sensim angustata longiora petalis distincte (1—1·5 mm) breviora ad 5·5 mm raro 6 mm longa, antherae ovales 0·8—1 mm longae; siliculae planiusculae venulosae glabrae rarius margine nonnullis setulis instructae 6·5 (5·5)—10 mm longae 2·5—3·6 mm ad 3·8 mm latae subovato ellipticae basi obtusae sc. rotundato obtusae superne sensim angustatae acutae saepissime acuminatae, stylo tenui 2·5 (2)—4 mm rarius ad 5 mm longo terminatae in pedicellis crassis strictis patentibus vel erectis 4—7 mm rarius ad 8 mm longis erecto patentes, stigma minimum; semina in loculo quoque 3—6 ad 8 ovalia vel partim ovata 1·4—1·6 mm longa obsolete rugulosa.

Sec. Kotula (Distrib. plant. Tatr. p. 58, 105 et 257) in calcareis Tatrorum a 1102—1200 m usque ad 2128 m frequens. Exempla herbarii a Berdau, Rehman, Kotula, Kulczyński etc lecta.

Colorem petalorum in statu vivo observavit Ant. Żmuda mense Maio praes. anni (1912).

Ab affini D. aizoidi L. Alpium petala aurea possidenti petalis dilute flavis, in universum maioribus (in for. typica et in formis subsequentibus 4. et 5. ad summam 6—8·5 mm longis), filamentis quam petala brevioribus plerumque manifeste brevioribus, siliculis basi semper obtusis apice saepissime acuminatis, pedicellis brevioribus et area propria (in Carpatis) diversa.

In exemplis helveticis ex Alpibus prope Bex nervi dorsales foliorum validiores sunt, petala 5 mm et filamenta longiora 4·5—5 mm longa; in illis e Hochschwab in Styria petala 6—7 mm, filamenta longiora itidem 6—7 mm longa.

1. *for. elatior*: exempla matura, 12—15 cm alta, siliculae ad 10—11 mm longae 3—4 mm latae magis ellipticae (anguste ellipticae) in pedicellis ad 9—11·5 mm longis.

Kominy versus vallem Chochołowska, Giewont-Mała Łąka (Kotula).

2. *for. minima*: planta matura 3 cm alta, pluriceps, scapus pauciflorus; siliculae 6—7 mm longae ad 3·2 mm latae.

Tatri orientales: Kopa in Koperszady (Kotula).

3. *for. cordigera*: petala 6 mm longa 2·7—3 mm lata distincte emarginata obcordata.

Mała Łąka (Kotula).

4. *for. longiflora*: flores maiores, sepala 5 mm longa 2—2·2 mm lata, petala 8·5 mm longa circ. 3·5 mm lata, filamenta longiora ad 7 mm longa.

Giewont, Tłoczki in Giewont (Berdau) et certe aliis locis.

5. *for. latiuscula*: folia latiora, 10—15 mm nonnulla ad 20 mm longa 2—2·5 mm lata; flores maiores ut in for. 4. Planta 4·5—8·5 cm alta.

Giewont, ex altero loco non indicato sub num. herb. 87/2392 (Berdau).

6. *for. stenocarpa*: siliculae angustiores lanceolatae ad 10—12 mm longae 3—3·2 mm latae, in pedicellis ad 7 mm longis. Planta 6—7 cm alta.

Tatri orientales: Jatki (Kotula).

7. *for. platycarpa*: siliculae latiores ellipticae basi obtusae apice acutae vel breviter acuminatae 7—8 mm longae 3·5—4·5 mm latae quandoque margine setulis paucis praeditae (ad for. 8. vergens), in pedicellis summum 5·5 mm longis. Planta 6·5—9 cm alta. Stylus ad 4·5 mm longus etc ut in for. typica.

Czerwony Wierch (Kulczyński), Żelazne Wrota (Bieniasz).

8. *for. subvestita*: siliculae latiores ut in for. 7., margine setulis ciliatae.

Tłoczki in monte Giewont. ex altero loco non indicato sub num. herb. 87/2392 (Berdau).

var. marmarosiensis m. Exempla matura; petalorum color probabiliter similis atque in planta tatrensi. Planta 5—7 cm alta, siliculae glabrae ellipticae 6·5—8 mm ad 8·5 mm longae 2·5—3 mm ad 3·2 mm latae basi acutiusculae vel obtusiusculae apice acutae vel breviter acuminatae stylo 1·3—2 mm longo terminatae in pedicellis 3—5 mm rarius 6 mm longis, semina 1·5—1·6 mm longa. Folia similia atque in planta typica Tatrorum.

In rupibus calcareis Carpatorum comit. marmarosiensis. rara. Montes Polanenses: Pietryca (meridiem versus a monte Farko) 1515—1550 m. Alpes Rodnenses: Piatra rei in parte orientali 1400—1450 m (Zapałowicz).

Statura ad summam humiliore, siliculis inferne acutiusculis obtusiusculisve. stylo manifeste breviore et statione orientali a planta tatrensi diversa.

Plantam hanc cl. botanico Antonio Żmuda, assistenti Universitatis Jagiellonicae Cracoviensis dedicavi.

Draba carinthiaca Hoppe subsp. orientigena m. Exempla matura numerosa, cum floribus pauca. Planta 5—12 cm alta, radix multiceps. caudiculi rosula foliorum densorum coronati caespitem pulvinatum formantes vel caespes caudiculis longioribus laxiusculus; caules numerosi 2—4 folii tenues firmuli erecti simplices inferne stellato pilosi superne aeque ac pedicelli glabri; folia rosularum anguste vel lineari elliptico-oblonga minore ex parte elliptica utrinque subsensim angustata subspathulata integra vel nonnulla paucis dentibus instructa pilis stellatis furcatisque breviter petiolatis plus vel minus densis hirto canescentia margine pilis stellatis furcatisque postice longis simplicibus ciliata. folia caulina remota oblonga

vel lanceolata sessilia remote dentata indumento plerumque sparsiore tecta; racemus 5—15 florus fructifer elongatus laxiusculus circ. 2—5·5 cm longus; flores minimi, sepala 1—1·2 mm longa dorso pilis paucis adspersa obtusiuscula vel acuta inaequalia anteriora 0·5 mm lata oblonga lateralia 0·7 mm lata ovata; petala alba 1·5—2 mm summum 2·2 mm longa 1—1·2 mm lata emarginata obcordata in unguem subabrupte contracta rarius petala breviora apice rotundata, filamenta basi dilatata apicem versus sensim angustata longiora 1·2—1·5 mm longa, antherae minimae 0·2 mm longae; siliculae planiusculae glabrae 4 (3·5)—6·5 mm longae 1—1·6 mm latae lineari oblongae utrinque acutae vel basi plus vel minus obtusiusculae praecipue in statu perfecte maturo subtiliter reticulato venosae nervo medió partim prominulo, stylo brevissimo sed semper conspicuo 0·1—0·2 mm rarius pro parte 0·3 mm longo apiculatae in pedicellis firmis 2 (1·5)—5 mm longis patentes minore ex parte erectiusculae, stigma capitatum, semina in loculo quoque numero 8—16 ovata vel ovalia obsolete punctata 0·7—0·8 mm longa.

In Carpatis septemtr. orientalibus; Galicia (Pocutia): Czarna Hora in rupibus arenaceis Szpyci 1810 m et Kizie Ułohy 1625—1865 m hic saepius in for. 4., Ihnatiesa in latere australi prope tripl. confinium in rupibus calcareis 1590—1600 m (Zapałowicz); Bucovina: Suchard in rupibus calcareis (Rehman); Hungaria in comit. marmarosiensi: Montes Swidovienses in rupibus arenaceo calcareis Dragobrat 1690—1740 m hic in var. swidoviensi, Montes Polanenses in rupibus calcareis Połoninka 1500—1600 m et in latere septemtrionali calcareo montis Michałek 1650—1715 m. Montes Bardovenses ad medium fl. Riu Vaser siti in mico schistoso monte Baitia 1620 m hic partim saltem in for. 5., Ihnatiesa in latere occidentali in rupibus cretaceo conglomeraticis 1635 m (Zapałowicz).

Affinis D. carinthiacae Hoppe, a qua habitu magis caespitoso, caulibus numerosis firmulis, indumento densiore, foliis caulinis magis numerosis angustioribusque, floribus antherisque manifeste minoribus, pedicellis brevioribus, siliculis saepius patentibus semper stylo quamquam brevissimo terminatis, seminibus verisimillime magis numerosis, de cetero statione maxime septemtr. orientali et provenientia in solo imprimis calcareo divergit.

D. carinthiaca sec. Porcius etc (vide Stur oest. botan. Zeitsch. 1861 p. 192) in monte mico schistoso Ineu et calcareo Corongisu

Alpium Rodnensium crescens, evidenter huc pertinet; var. Porciusii Stur siliculis hispidulis etc, e monte Corongisu indicatam, nondum inveni.

1. *for. ramificans*: elatior multicaulis 14 cm alta, caules partim in inflorescentia pauciramosi.

Suchard, cum for. typica (Rehman).

2. *for. longiuscula*: elatior 15 cm alta, siliculae longiores 6·5—9 mm longae ad 2 mm latae in pedicellis ad 6·5 mm longis.

Suchard, cum for. typica (Rehman).

3. *for. suchardensis*: humilis 2—3·5 cm alta, rosulae foliorum minimorum caespitem valde compactum pulvinatum formantes, radix valida: siliculae 4—4·5 mm longae.

Suchard, exempla plura cum for. typica (Rehman).

4. *for. czarnohorensis*: indumento sparsiore, folia viridia; caespes laxiusculus.

Czarna Hora: Kizie Ułohy, cum for. typica (Zapałowicz).

subfor. adscendens: viridis, caespes laxiusculus etc ut in for. 4., sed planta paucicaulis, caules flexuosi partim elongati adscendentes 9—18 cm longi; siliculae ut in for. typica, in exemplo e Kizie Ułohy laxae et in pedicellis ad 5·5—6·5 mm longis.

Czarna Hora: Szpyci, Kizie Ułohy (Zapałowicz).

5. *for. bardovensis*: siliculae angustiores 6—7 mm longae 1—1·2 mm latae in pedicellis ad 5—6·5 mm longis patentes partim fere horizontaliter patentes. Planta multicaulis 10·5 cm alta, caules firmuli erecti etc ut in for. typica.

Baitia (Zapałowicz).

var. swidoviensis m. Dense caespitosa multicaulis 8 cm alta, folia hirto canescentia etc; caules crassiores firmi paulo arcuato inclinati violaceo rubicundi. siliculae latiores 4—5·5 mm longae 1·5—2 mm latae anguste ellipticae stylo 0·2—0·3 mm longo apiculatae in pedicellis brevissimis 2—3 mm longis patentes nonnullae erectiusculae. Caules simplices, unus ad basim racemi ramulo solitario instructus.

Dragobrat (Zapałowicz).

Varietas haec siliculis latioribus magis ad exempla D. carinthiacae Hoppe ex Alpibus prope Bex in Helvetia accedit.

O polaryzacyi nerwów. — Über die Polarisation der Nerven.

Note

de M. *J. DUNIN-BORKOWSKI,*

présentée par M. N. Cybulski m. t. dans la séance du 1 Juillet 1912.

(Planche XXXVII).

Von der Polarisation der Muskeln und Nerven ist im Vergleich zu den anderen Fragen auf dem Gebiete der Elektrophysiologie äußerst wenig geschrieben worden; eigentlich wird das ganze sich auf diese Frage beziehende Material in einer Arbeit von Hermann[1]) erschöpft, welche, nebenbei bemerkt, zu einer Zeit veröffentlicht wurde, als die Polarisation sogar für den Physiker so manches Rätsel barg.

Da die Erklärung der Polarisation vom Standpunkte der Theorie der elektrolytischen Dissoziation und der Theorie der Konzentrationsketten erst in den Jahren 1891—93 von Leblanc gegeben wurde, so darf es nicht Wunder nehmen, daß die Hermann'sche Arbeit in mancher Hinsicht dem heutigen Stand unserer Kentnisse nicht entspricht.

Den Angelpunkt der Hermann'schen Untersuchungsmethodik bildet die Bestimmung des Polarisationsquotienten (Q), d. h. der Beziehung der elektromotorischen Kraft der Polarisation (P) zur Intensität des polarisierenden Stromes. Hermann bestimmte diesen Quotienten nach zwei Methoden:

1) Durch Messung von P in Volt und von I in Ampère.

2) „Ein zweites Verfahren bestände darin, den Leitungswider-„stand des Objektes einmal mit konstantem Strom, also mit Ein-„schluß des durch Polarisation bedingten, sogenannten Übergangs-„widerstandes und einmal mit Ausschluß der Polarisation, z. B. mit

[1]) Pflüger's Archiv, Bd. 42, S. 1, 1888.

„Wechselströmen zu messen; wenn der Widerstand im ersten Falle „φ', im zweiten Falle φ ist, dann wird $\varphi' - \varphi = Q$“.

Die Bestimmung von Q nach der ersten Methode führte Hermann zum folgenden Schluß:

„Im ganzen zeigt sich bei schwachen Strömen kein deutlicher Einfluß der Intensität auf die Größe des Quotienten, bei starken dagegen eine geringe Abnahme mit zunehmender Intensität, d. h. die Polarisation wächst in Bereiche schwacher Ströme annähernd proportional der Stromintensität, dagegen im Bereiche starker Ströme langsamer als diese.“

Kurz gesagt, Hermann fand, das Q bei schwachen Strömen größer ist als bei starken; zu demselben Resultat müßte auch die zweite Methode der Bestimmung des Polarisationsquotienten führen; mit anderen Worten, es sollte $\varphi' - \varphi = Q$ bei schwachen Strömen größer als $\varphi' - \varphi = Q$ bei starken Strömen sein.

Da φ, d. h. der Widerstand, gemessen mit Wechselstrom, in der Ungleichheit

$$\varphi' - \varphi = Q \text{ (schw. Str.)} > \varphi' - \varphi = Q \text{ (st. Str.)}$$

eine und dieselbe Größe darstellt, so folgt daraus, daß φ' bei schwachen Strömen größer als bei starken ist; das bedeutet, daß der Widerstand des Nerven, beziehungsweise des Muskels, mit einem starken konstanten Strom gemessen, kleiner ist als der mit einem schwachen Strom gemessene Widerstand; dieser Schlußfolgerung widersprechen aber experimentelle Tatsachen.

Den Einfluß der Schließungsdauer des polarisierenden Stromes hat sowohl Hermann wie seine Vorgänger (Tigerstädt) nur in allgemeinen Zügen untersucht; wir erfahren z. B., daß die Polarisation mit der Zunahme der Polarisationsdauer zunimmt, wir wissen aber nicht, ob diese Zunahme gewisse Grenzen hat, und wenn es so wäre, ob die bis zu einem gewissen Maximum gestiegene Polarisation dauernd auf dieser Höhe stehen bleibt oder mit der Zeit wieder abnimmt.

Die Polarisation der Nerven an der Kathode und an der Anode ist gar nicht untersucht worden. Es ist interessant festzustellen, daß alle Forscher gerade über diese Frage, welche die moderne Elektrochemie zum Ausgangspunkt für die Untersuchung der Polarisation in Elektrolyten macht, mit Stillschweigen hinweggehen.

Neben den hier gestreiften Fragen soll die Aufgabe der vor-

liegenden Arbeit die Erforschung der Gesetze der Polarisation der Nerven, von welcher wir so gut wie gar nichts wissen, bilden.

Untersuchungsmethode.

Um möglichst konstante Werte zu erzielen, wurden die Nerven in eine feuchte Kammer gebracht, während sie bei Hermann „durch bloße Adhäsion der Tonspitzen freischwebend getragen wurden“. Die feuchte Kammer ist in Fig. 5 (Taf. XXXVII) abgebildet. In einem viereckigen Kasten werden sechs unpolarisierbare Elek-

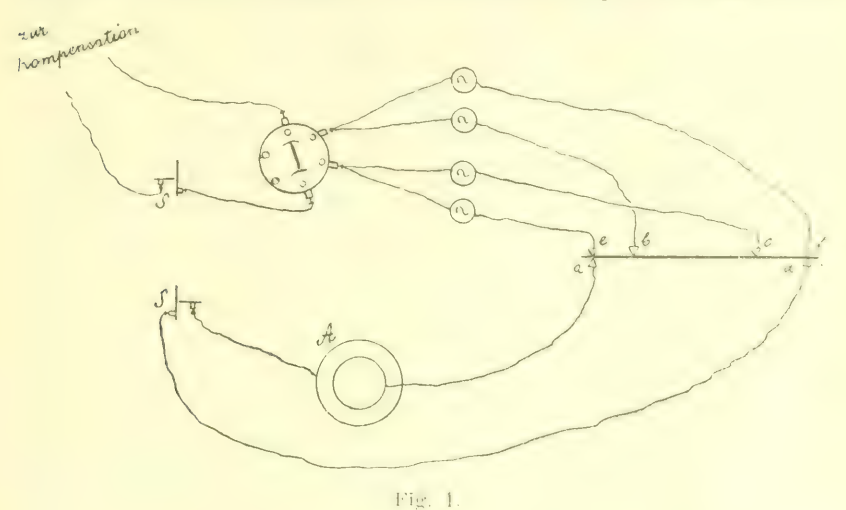


Fig. 1.

troden *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, befestigt. Das Kästchen wird entweder dauernd feucht gehalten oder aber mit flüssigem Paraffin gefüllt (eine ausgezeichnete, von Prof. Cybulski angegebene Methode, das Eintrocknen der Nerven zu verhindern).

Der Nerv wurde durch die Birkenpilzelektroden *a*, *b*, *c*, *d* durchgezogen. Der zu den Elektroden *a* und *d* zugeleitete Strom diente zur Polarisation.

Wo es auf Messung der Polarisation des ganzen Nerven ankam, wurde der Strom zur Kompensierung bei *c* und *f* abgeleitet. Die kathodische und anodische Polarisation ließ sich durch Ableitung bei *b* und *e*, beziehungsweise bei *f* und *c* bestimmen. Die Öffnung des polarisierenden und die Schließung des Polarisationsstromes wurde mit einem elektromagnetischen Doppelschlüssel *S* (Fig. 1) bewerkstelligt.

Jede von den vier Elektroden, wo der Polarisationsstrom abgeleitet wurde, war mit einem Schlüssel versehen. Waren die Schlüssel bei *c* und *b* offen, dann ließ sich die Gesamtpolarisation des ganzen Nerven messen. Zur Messung der kathodischen und der anodischen Polarisation mußten die Schlüssel *b* und *e*, beziehungsweise *c* und *f* geöffnet werden.

Bei den Versuchen kamen zwei Galvanometer zur Anwendung: der eine zur Messung des polarisierenden Stromes, der andere als Nullinstrument bei der Kompensation. Die Kompensierung war durch vorausgegangene Ausprobierung derart vorbereitet, daß im Moment der Schließung des Polarisationsstromes das Galvanometer keinen Ausschlag gab. Natürlich verschiebt sich schon kurz darauf die Skala in der Richtung des Kompensationsstromes.

Die zweite Methode der Messung der Polarisation bestand darin, daß in jedem Versuch der Widerstand des Nerven und die Intensität des Polarisationsstromes bestimmt wurde. Die Messung des Widerstandes des Nerven mit dem Telephon nach Kohlrausch bietet keine Schwierigkeit, wenn der Widerstand 30.000—40.000 Ohm nicht überschreitet. Leitet man aber einen noch so geringen Strom durch den Nerven, so wird die Widerstandsbestimmung nach dieser Methode unmöglich. Sowohl die Kapazitätskompensierung des einen Zweiges durch Einschaltung eines Kondensators in den anderen (Kohlrausch, Nernst), wie die Methoden zur Bestimmung des inneren Widerstandes der Elemente (Nernst-Haagn, Dolezalek) gaben kein deutliches Minimum. Nach langem Suchen und Probieren ließ sich zur Messung der Nervenwiderstände eine Methode anpassen, welche Gordon[1]) zur Bestimmung der Polarisationskapazität angegeben hat. Mit diesem Verfahren gelang es schon Haagn[2]), den inneren Widerstand von Elementen mit kleiner Polarisationskapazität mit gutem Erfolg zu bestimmen. Das Prinzip dieser Methode besteht darin, daß der Einfluß einer hintereinander eingeschalteten Kapazität (Kondensator C_1, Fig. 2) auf den Widerstand um so größer ist, je kleiner die Kapazität ist. Ist die Kapazität sehr groß im Verhältnis zum Widerstand, so fällt ihr Einfluß auf das Telephon weg.

[1]) Ann. der Physik, Bd. 61, S. 1.

[2]) Zeitschr. für physik. Chem., Bd. 23, S. 98.

Das Schaltungsschema finden wir in Fig. 2.

I ist ein Saiteninduktorium nach Nernst, W_1 der bekannte, W_x der zu bestimmende Widerstand, AB das nach Strull-Barus kalibrierte Rheochord, C_1 und C_2 sind Kondensatoren. Der Kondensator C_2 ist nur zu dem Behuf eingeschaltet, um den konstanten polarisierenden Strom von der Brücke fern zu halten. Haagn hatte eine relativ einfache Aufgabe zu lösen, da es sich um Widerstände von kaum 10 Ohm handelte, die sich mit Hilfe von Kondensatoren von 20 M. F. Kapazität messen ließen. Der Widerstand der Nerven beläuft sich bekanntlich auf mehrere 10.000 Ohm,

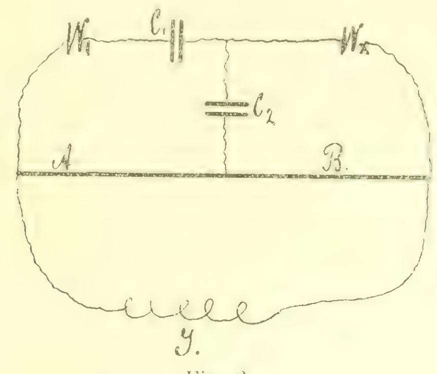


Fig. 2.

und ein gutes Minimum ließ sich erst bei Anwendung von Kondensatoren erzielen, deren Kapazität über 200 Mikrofarad betrug. Kondensatoren von so hoher Kapazität lassen sich nur aus Aluminium herstellen. Sie werden leicht und schnell folgendermaßen konstruiert. In 40%-iger Schwefelsäure werden zwei Aluminiumplatten eingetaucht, durch welche 10 Minuten lang ein Strom von 12 Volt Spannung geschickt wird. Indem die Platten in Wasser abgespült und in frische Schwefelsäure gebracht werden, ist der Kondensator gebrauchsfertig hergestellt. Seine Kapazität läßt sich beliebig durch mehr oder weniger tiefes Eintauchen der Platten in die Flüssigkeit variieren. Leider behalten diese Kondensatoren ihre hohe Kapazität nur kurze Zeit. So zeigte z. B. ein Kondensator von einem Tag zum anderen eine Herabsetzung der Kapazität von 240 auf 100 M. F. Über ein derartiges Verhalten der Aluminiumkondensatoren habe ich in der Literatur keine Angaben gefunden. Haagn z. B. hat die Kapazität seiner Kondensatoren nicht be-

stimmt und spricht gar nicht von einer Abnahme der Kapazität Vielleicht läßt sich bei der Messung von kleinen Widerständen ein brauchbares Minimum auch dann erzielen, wenn die Kapazität der Kondensatoren bereits auf die Hälfte des ursprünglichen Betrages gesunken ist. Da wir bei der Messung der Nervenwiderstände zur Erzielung eines guten Minimums Kondensatoren benötigen mit einer mindestens 200 M. F. betragenden Kapazität, so ist die Erhaltung derselben auf diesem Niveau eine längere Zeit unbedingt notwendig.

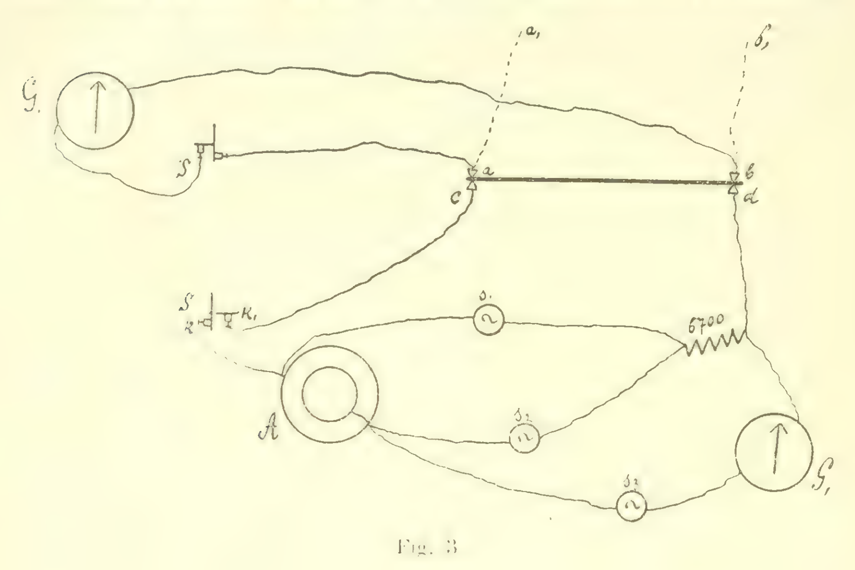


Fig. 3

Da ich bemerkt hatte, daß sich die Platten relativ schnell in der Schwefelsäure auflösen, suchte ich dieselbe durch neutrale Sulfatlösungen zu ersetzen. Am besten bewährte sich dazu konzentrierte Alaunlösung. Natürlich muß man bei der Widerstandsmessung darauf achten, daß der Strom vom polarisierten Widerstand zum Kondensator in entsprechender Richtung fließe, d. h. wir müssen die Anodenplatte mit dem positiven Pol verbinden.

Die ganze Anordnung der Widerstandsmessung im polarisierten Nerven wird in Fig. 3 wiedergegeben. Der Nerv liegt auf den Elektroden a und b, von welchen die Drähte aa_1 und bb_1 zur Wheatstone'schen Brücke führen. S ist ein elektromagnetischer Doppelschlüssel, A die Akkumulatorenbatterie, VVV ein 6700 Ohm betragender Widerstand, G_1 ein Galvanometer, von ebenfalls 6700

Ohm Widerstand, s_1, s_2, s_3 gewöhnliche Schlüssel. Sind die Kontakte k und k_1 im Doppelschlüssel und der Schlüssel s_1 geschlossen, dagegen die Schlüssel s_2 und s_3 geöffnet, dann fließt der Strom von den Akkumulatoren durch den Nerven nicht; wir können dann den Widerstand des unpolarisierten Nerven bestimmen. Wenn wir den Widerstand während der Durchströmung messen wollen. dann müssen wir den Schlüssel s_2 schließen und die Schlüssel s_1 und s_3 öffnen. Wenn endlich die Intensität des polarisierenden Stromes bestimmt werden soll, dann müssen die Schlüssel s_1 und s_2 offen, und der Schlüssel s_3 geschlossen sein.

Bei der Widerstandsmessung im polarisierten Nerven muß hinter dem Element ein größerer Widerstand eingeschaltet werden, damit durch das mit dem Nerven parallel eingeschaltete Element der Gesamtwiderstand nicht unter 1 Ohm sinke. Mit Hilfe der erwähnten drei Schlüssel können wir: 1) den Widerstand des unpolarisierten Nerven ohne Nebenschluß und auch mit Parallelschaltung von 6700 Ohm bestimmen, 2) eine konstante Intensität des polarisierenden Stromes erhalten, da sowohl das Galvanometer wie der eingeschaltete Widerstand je 6700 Ohm messen.

Bei der Widerstandsmessung im polarisierten Nerven haben wir stets 6700 Ohm im Nebenschluß. Auf Grund des bestimmten Gesamtwiderstandes W_x läßt sich leicht der Widerstand im Nerven W berechnen, da

$$W = \frac{6700 \,.\, W_x}{6700 - W_x}$$

Die Kompensationsmethode.

Die Versuche sind am Frosch-*Ischiadicus* angestellt worden. Die Nerven waren in sämtlichen mit dieser Methode ausgeführten Versuchen in flüssiges Paraffin eingetaucht, wo sie ausgezeichnet erhalten blieben, wie aus der folgenden Tabelle zu ersehen ist.

Tab. I.
Nervenlänge 3 cm; polarisiert mit 4 V.

t	P	
2 Min.	62 M. V.	
2 „	60 „	(nach 7 Stunden)
2 „	55 „	(nach 12 Stunden)
2 „	50 „	(nach 24 Stunden)
2 „	40 „	(nach 36 Stunden)

Wir sehen, daß der in Paraffin 36 Stunden verbleibende Nerv noch eine bis 40 M. V. betragende Polarisation aufweist (anstatt 60 M. V.).

Tab. II zeigt den Einfluß der Zeit (*t*) auf die elektromotorische Kraft der Polarisation (*P*).

Tab. II.

Nervenlänge $2^1/_2$ cm; polarisiert mit 4 V.

t	*P*
1·5 Min.	28 M. V.
2 „	32 „
3 „	40 „
5 „	51 „
10 „	60 „
20 „	65 „
30 „	65 „
60 „	?

Um die Polarisation in jedem der genannten Versuche zu bestimmen, mußte zunächst aufs Geratewohl die Kompensation vorbereitet werden; da nun jeder Bestimmung 5—6 Voruntersuchungen vorausgeschickt werden mußten, so ist die Prüfung der Abhängigkeit der Polarisation vom Zeitfaktor nach dieser Methode nicht eimal qualitativ möglich; es ist mir z. B. niemals gelungen, die Polarisation nach 1 Stunde Polarisierung am Nerven zu bestimmen.

Die angeführte Tabelle gehört zu den am besten gelungenen, da die Versuche 6 Stunden dauerten und um 7 Bestimmungen zu erhalten, der Nerv nur 25-mal polarisiert wurde. Es erhellt daraus, daß wir bei diesem Verfahren schon nach einigen Versuchen mit ermüdetem Nerven zu tun haben. Deshalb halte ich es für überflüssig, die von mir mittels der Kompensationsmethode erzielten Ergebnisse (10 Tabellen bei variierender Stromintensität) anzuführen, da die zweite Methode uns einen viel tieferen Einblick in den Einfluß der Stromstärke und der Schließungsdauer auf die Polarisation ermöglichen wird. Ich möchte dafür aber die Ergebnisse der Untersuchung der Polarisation an der Anode und an der Kathode hier erwähnen. Es hat sich in zahlreichen Versuchen herausgestellt, daß die Polarisation an der Kathode größer ist als an der Anode. Ausgesprochene Differenzen erzielt man namentlich

dann, wenn sich die Kathode am Nerven zentripetal befindet. Als Beispiel möge die folgende Tabelle dienen.

Tab. III.

Nervenlänge $2^1/_2$ cm; polarisiert mit 8 Volt.

t	*P*	
1 Min.	2 M. V.	2 mm von der Anode
3 „	2 „	2 „ „ „
1 „	7 „	2 „ von der Kathode
3 „	8 „	2 „ „ „
1 „	10 „	5 „ von der Anode
5 „	16 „	5 „ „ „
1 „	18 „	5 „ von der Kathode
5 „	44 „	5 „ „ „

Wenn der zentripetale Abschnitt des Nerven überhaupt eine größere Polarisation aufwiese (sowohl an der Kathode als auch an der Anode), so wäre das ganz selbstverständlich, da an dieser Stelle der Nervenstamm einen größeren Widerstand bietet, so daß auch die elektromotorische Kraft der Polarisation in den unteren Nervenabschnitten größer als in den höheren sein müßte. Trotzdem finden wir in den unteren Nervenpartieen nur äußerst selten größere Polarisationswerte an der Anode als an der Kathode; statt dessen kann, wie aus Tab. IV zu ersehen ist, die kathodische Polarisation sogar in den höheren Nervenabschnitten größer sein.

Tabelle IV.

Nervenlänge 3 cm; polarisiert mit 6 Volt.

t	*P*	
1 Min.	11 M. V.	1 cm von der Anode
1 „	25 „	1 cm von der Kathode
1 „	10 „	1 cm von der Anode
1 „	21 „	1 cm von der Kathode

Eine genaue Untersuchung dieser verwickelten Vorgänge ist nur dann möglich, wenn die Widerstände an beiden Polen gemessen werden. Leider standen mir zwei Widerstandskasten von mindestens 5000 Ohm nicht zur Verfügung. Übrigens handelte es sich in dieser Arbeit hauptsächlich um Ermittlung der Polarisationsgesetze in ihrem Zusammenhange mit der Zeit und der Stromintensität. Aus diesem Grunde werde ich ebenfalls nur flüchtig die Phänomene der Abnahme des polarisierenden Stromes nach der

Schließung berühren. Die Schwächung des Stromes besonders bei längerer Polarisationsdauer ist sehr beträchtlich. Es kam vor, daß nach 30 Minuten die Stromintensität von $32 . 10^{-5}$ Amp. auf $15 . 10^{-5}$ Amp. sank. Wäre diese Abnahme nur durch die Polarisation des Nerven bedingt, dann wäre im genannten Fall ein Anstieg der Polarisation bis auf 4 Volt zu erwarten, da es mit 8 Volt polarisiert worden ist. In der Tat haben wir aber nur 0·072 V. Die Schwächung des polarisierenden Stromes suchten seiner Zeit die Physiker durch den sogenannten Übergangswiderstand zu erklären. Heute wissen wir aber[1]), daß es etwas Ähnliches gar nicht gibt.

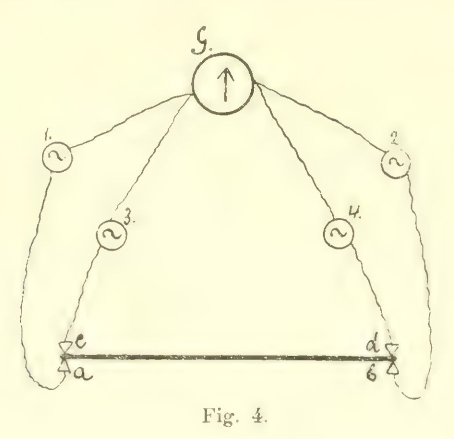


Fig. 4.

Daß die Abnahme der Stromintensität nicht nur durch die Polarisation des Nerven bedingt ist, beweist der folgende Versuch.

An beiden Enden eines an einer Glasscheibe ruhenden Nerven werden vier unpolarisierbare Elektroden angelegt (Fig. 4). Jedes Paar Elektroden wird mit dem Akkumulator und Galvanometer durch zwei Schlüssel verbunden. Man verschiebt die Elektroden an dem Nerven so lange, bis die Stromstärke in beiden Zweigen die gleiche wird. Der Nerv wird 20 Min. lang polarisiert. Die Stromintensität sinkt von $19 . 10^{-6}$ Amp. auf $11 . 10^{-6}$ Amp. Wir schließen den zu den Elektroden *e* und *d* fließenden Strom (Schlüssel 3, 4), indem wir gleichzeitig rasch die Verbindung zwischen *a* und *b* unterbrechen (Schlüssel 1, 2). Das Galvanometer zeigt eine Strominten-

[1]) Chwolson, Lehrbuch der Physik, Band IV, S. 658. — Haagn, a. a. O.

sität von $16 . 10^{-6}$ Amp. an. Wir sehen also, daß die Stromschwächung viel mehr durch die Elektroden als durch den Nerven bedingt ist.

Zweite Methode.

Die mittels dieser Methode erzielten Ergebnisse sind in Tab. V zusammengestellt.

Tabelle V.

Nervenlänge 7 mm; $I = 1 . 10^{-5}$ Amp.; $W = 40480\ \Omega$; $E = 0{\cdot}445$ V.

t	i	W	P
2	$6{\cdot}9 . 10^{-8}$	40480	2·79
3,17	$9{\cdot}2 . 10^{-8}$	40480	3·72
4,5	$11{\cdot}5 . 10^{-8}$	40480	4·65
6,5	$12{\cdot}4 . 10^{-8}$	40480	5·1
$I = 6{\cdot}6 . 10^{-5}$ Amp.; $E = 2{\cdot}662$ V.			
2·83	$8 . 10^{-7}$	40480	32·3
6·66	$1 . 10^{-6}$	44800	44·8

t bedeutet die Zeit der Polarisierung in Min., W den Widerstand des Nerven, I die Intensität des polarisierenden, i des Polarisationsstromes, P die Polarisation in M. V. ($i.\ W$), E die polarisierende elektromotorische Kraft ($I.\ W$).

Aus dieser Tabelle ist zu ersehen, daß die Polarisation mit der Zeit der Polarisierung und mit der Stromintensität zunimmt (qualitativ hat dies bereits Hermann nachgewiesen). Wir sehen auch, daß der Nervenwiderstand erst im Versuch VI, das heißt nach wiederholter Polarisierung und unter dem Einfluß eines starken Stromes zunimmt. Die Tatsache, daß bei schwachen Strömen der Widerstand keine Funktion von E, P und t ist, erlaubt uns die Hermann'sche Gleichung zu integrieren und sie experimentell zu prüfen. Dieselbe gestaltet sich folgendermaßen:

(1) $$\frac{dP}{dt} = hi = \frac{h\,(E - P)}{W}\ ;$$

h ist eine Konstante, E, P, W, t haben dieselbe Bedeutung wie bei uns.

Die Integrierung dieser Gleichung ergibt

(2) $$-\ln\,(E - P) = \frac{ht}{W} + C.$$

Um die Konstante zu bestimmen, nehmen wir an, daß bei $t = 0$, $P = 0$ ist; dann wird.

$$C = -\ln E.$$

Indem wir diesen Wert in die Gleichung (2) substituieren, erhalten wir

$$\ln E - \ln (E - P) = \frac{h}{W} t.$$

Somit wird

$$P = E\left(1 - e^{-\frac{h}{W}t}\right).$$

Wenn E, der Nervenwiderstand und die Konstante h bekannt sind, können wir in beliebigem Zeitmoment den Betrag der Polarisation im Nerven berechnen.

Die Größe

$$h = \frac{W}{t} \ln \frac{E}{(E - P)} \tag{3}$$

soll nach der Theorie in allen Experimenten konstant sein. Die Berechnung der Versuche nach der genannten Gleichung finden wir in Tab. VI, welche gleichzeitig eine Kolonne mit den nach meiner Gleichung

$$h_1 = \frac{W}{\sqrt{t}} \ln \frac{E}{(E - P)} \tag{4}$$

berechneten Werten enthält; die theoretische Begründung dieser Gleichung ist weiter unten zu finden.

Tabelle VI.

I	$\frac{W}{t} \log \frac{E}{(E-P)}$	$\frac{W}{\sqrt{t}} \log \frac{E}{(E-P)}$
1.10^{-5}	55·2	79
„	46·5	83
„	41	87
„	34·2	81
$6·6.10^{-5}$	76	131
„	49·9	129

Es folgt aus dieser Tabelle, daß die Konstante h der Hermann'schen Gleichung mit der Zeit eine Abnahme aufweist.

Viel konstanter bleibt die Größe h_1 der Gleichung 4; aber diese Gleichung gibt ebenfalls keinen exakten Ausdruck für den Verlauf der Polarisation im Nerven, da bei größerer Stromintensität (vrgl. Vers. V, Tab. V) die Konstante den Betrag von 131 erreicht.

Aus den Gleichungen (3) und (4) ergibt sich, daß die wichtigste Bedingung der experimentellen Prüfung derselben die möglichst exakte Bestimmung der polarisierenden elektromotorischen Kraft bildet. Wir müssen hier aber auf gewisse Zweifel, beziehungsweise Schwierigkeiten eingehen, welche der physikalischen Methodik gar nicht bekannt sind. Wenn wir z. B. in irgend einem Elektrolyt versenkte Metallelektroden polarisieren, dann ist die rasche Abschwächung des polarisierenden Stromes ausschließlich durch die zunehmende elektromotorische Kraft der Polarisation bedingt. Gleichgültig, ob der Widerstand der Lösung groß oder klein, ob die Stromintensität größer oder geringer ist, ist die polarisierende Kraft konstant und der Klemmenspannung der polarisierenden Kette gleich. Bei der Nervenpolarisation sind die Bedingungen viel komplizierter. Die Stromintensität ist hier abhängig von der Polarisation des Nerven, von der Polarisation der Elektroden und von der Widerstandszunahme im Nerven; der Widerstand in dem Nerven wird in jedem Experiment gemessen, so daß hier keine Schwierigkeit besteht. Dafür ist es aber selbstverständlich, daß uns die Klemmenspannung der Kette nicht als die Größe E dienen kann. Man könnte meinen, daß nur das Potentialgefälle längs des Nerven als solche in Betracht käme, wir können aber annehmen, daß die Elektroden sich viel schneller als der Nerv polarisieren, daß nach einer gewissen Zeit, bevor die Polarisation im Nerven zur Entfaltung gekommen ist, die Intensität des Stromes bereits abgenommen hat; in solchem Fall wäre der Nerv durch einen anderen Wert als unser Produkt $(I. W)$ polarisiert. Wir müssen aber bemerken, daß wir bei der Berechnung der Konstanten h und h_1 gar nicht die Absicht haben, absolute Werte zu bestimmen. Wenn auch diese Werte mit einem konstanten Fehler behaftet sind, so können sie trotzdem als ein exaktes Charakteristikum der Dynamik der ganzen Erscheinung gelten. Es wird somit in allen nach dieser Methode angestellten Versuchen die polarisierende elektro-

motorische Kraft aus der Stromintensität im Moment der Schließung und aus dem Widerstand des Nerven berechnet.

Tab. VII weist ähnliche Ergebnisse auf wie Tab. V. Die Intensität des polarisierenden Stromes ist hier 4·5-mal stärker als in den Versuchen der Tab. V.

Tabelle VII.

Nervenlänge 6 mm; $I = 29{\cdot}8 \,.\, 10^{-5}$ Amp.; $W = 34690\ \Omega$; $E = 10{\cdot}32$ V.

t	i	W	P	h	h_1
1·83	$12{\cdot}4 \,.\, 10^{-7}$	34690	41	32·7	43·5
2·7	$13{\cdot}8 \,.\, 10^{-7}$	34690	48	26	42
4·24	$14{\cdot}4 \,.\, 10^{-7}$	34690	50	16·6	36
6·13	$14{\cdot}8 \,.\, 10^{-7}$	35890	53·2	13	32·6
8·17	$12{\cdot}4 \,.\, 10^{-7}$	35890	44·5	8·2	23·4

Wie wir sehen, nimmt in den zwei letzten Versuchen der Widerstand des Nerven zu. Im letzten Versuch nimmt der Betrag der Polarisation ab. Die Konstante h (Hermann) nimmt stets ab. Ihr Wert sinkt von 32·7 auf 8·2. Die Konstante h_1 sinkt ebenfalls mit der Zeit von 43·5 auf 23·4. Aus diesen Versuchen läßt sich voraussehen, daß die Hermann'sche Konstante um so mehr abnehmen wird, je größer t, d. h. je länger die Dauer der Polarisierung des Nerven ist. Tab. VIII stellt in der Tat fest, daß im letzten Versuch die Konstante 6-mal kleiner als im ersten ist.

Tabelle VIII.

Nervenlänge 4·5 mm; $I = 33 \,.\, 10^{-5}$ Amp.; $W = 24500\ \Omega$; $E = 7{\cdot}9$ V.

t	i	W	P	h	h_1
4·5	$88 \,.\, 10^{-8}$	23950	21	6·17	13·2
8	$82 \,.\, 10^{-8}$	29250	24	4·83	13·7
11	$34 \,.\, 10^{-8}$	40100	13·4	2·69	9
15	$24 \,.\, 10^{-8}$	40100	9·7	1·45	5·7
20	$24 \,.\, 10^{-8}$	40100	9·7	1	4 9

Außerdem ergibt es sich aus dieser Tabelle, daß bei dieser Intensität des polarisierenden Stromes der Widerstand des Nerven schon nach einer 4 Minuten lang dauernden Polarisation zuzunehmen beginnt. Wir sehen auch, daß nach 8 Minuten die Polarisation ein Maximum erreicht und von diesem Moment an abnimmt. Nach Hermann nimmt die Polarisation „fast unbegrenzt mit der Zeit" zu. Trotzdem sehen wir in allen Versuchen, daß nach einer

gewissen Zeit die Polarisation abnimmt. Diese Erscheinung ist so allgemein, daß wir die folgende Regel aufstellen können: Die Polarisation eines beliebigen Nerven steigt nur bis zu einem gewissen Zeitpunkt und sinkt dann allmählich, bald nachdem das Maximum erreicht worden ist.

Natürlich wird diese Erscheinung an langen Nerven und bei schwachen Strömen erst nach längerer Zeit beobachtet, während an kurzen und mit starken Strömen polarisierten Nerven diese Regel bereits nach einige Minuten lang fortgesetzter Polarisation festzustellen ist (Tab. IX).

Tabelle IX.

Nervenlänge 2 mm; $I = 42.10^{-5}$ Amp.; $W = 7200$ Ω; $E = 3{\cdot}02$ V.

t	i	W	P
1·5	24.10^{-8}	7200	1·7
3·5	32.10^{-8}	7350	2·3
5·4	46.10^{-8}	7670	3·5
8·15	40.10^{-8}	8000	3·2
10·83	168.10^{-8}	8000	1·3
14	10.10^{-8}	8000	0·8

In den Experimenten der Tab. IX ist die Intensität des polarisierenden Stromes außerordentlich hoch, indem sie beinahe 0·5 M. Amp. erreicht. Indessen ist die elektromotorische Kraft der Polarisation relativ gering; der maximale Wert beträgt 3·5 M. V. Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß kurze Nervenstücke sowohl unter dem Einfluß von starken wie von mittleren Strömen eine sehr schwache Polarisierbarkeit aufweisen. So zeigt z. B. Tab X, daß ein ebenfalls 2 mm langer Nerv unter der Einwirkung von $2{\cdot}8 . 10^{-5}$ Amp. ein Polarisationsmaximum von 0·65 M. V. gibt.

Tabelle X.

Nervenlänge 2 mm; $I = 2{\cdot}8 . 10^{-5}$; $W = 6550$ Ω; $E = 1{\cdot}83$ V.

t	i	W	P
1·75	4.10^{-8}	6550	0·26
3	$7{\cdot}8.10^{-8}$	6550	0·52
4·92	10.10^{-8}	6550	0·65
7·66	6.10^{-8}	6750	0·4

Der größte von mir für einen 2 mm langen Nerven gefundene Polarisationswert beträgt 11·3 M. V. (Vers. III, Tab. XI).

Tabelle XI.

Nervenlänge 2 mm; $I = 38.10^{-5}$; $W = 18200\ \Omega$; $E = 6{\cdot}93$ V.

t	i	W	P
2	48.10^{-8}	18200	8·7
3	56.10^{-8}	19220	10·8
5·14	56.10^{-8}	19700	11·3
7·07	47.10^{-7}	19700	9·2

Zu den in den 3 letzten Tabellen zusammengestellten Versuchen wurden Nervenmuskelpräparate benutzt. Unter dem Einfluß der polarisierenden Ströme der Tab. IX ($4{\cdot}2.10^{-4}$ Amp.) und der Tab. XI ($3{\cdot}8.10^{-4}$ Amp.) wurde eine Kontraktion des Muskels nur bei der Öffnung des Stromes beobachtet. Da der maximale Polarisationswert im ersten Falle 3·5 M. V., im zweiten 11·3 M. V. betrug, so wäre vom Standpunkte der Polarisationstheorie der Öffnungszuckung zu schließen, daß die Muskelkontraktion im ersten Fall durch 3·5 M. V., im zweiten durch 11·3 M. V. bedingt ist. Wenn wir aber das kolossale Material von Cybulski und Zanietowski, betreffend die Reizung mit Kondensatorenentladung, berücksichtigen, dann müssen wir zu dem Schluß kommen, daß die genannten Potentialwerte zu klein sind, um einen Nerven zu erregen[1]). Ohne irgend welches Urteil über die Theorie der Öffnungszuckung auszusprechen, möchte ich lediglich bemerken, daß die Rolle der Polarisation in Pflüger'schen Zuckungsgesetzen bis heute noch vollkommen unklar ist. Eigentlich fehlen über diesen Gegenstand quantitative Untersuchungen. Zu einer derartigen Arbeit dürfte die genannte Methode der Polarisationsmessung sehr gut geeignet sein.

Was überhaupt die Größe der Polarisation anbetrifft, so betrug der höchste von mir beobachtete Wert 109 M. V. (Tab. XII).

Tabelle XII.

Nervenlänge 4 mm; $I = 54.10^{-5}$ Amp.; $W = 10020\ \Omega$; $E = 5{\cdot}45$ V.

t	i	W	P
2·33	19.10^{-5}	10020	109·1
4·47	$9{\cdot}25.10^{-5}$	10200	92·6
7·6	$8{\cdot}7.10^{-5}$	11390	99
11·17	$8{\cdot}2.10^{-5}$	12090	99

Merkwürdigerweise zeigt die Polarisation in allen Versuchen dieser Tabelle einen fast konstanten Wert.

[1]) Rozprawy, 1892, S. 1; auch Pflüger's Archiv, Bd. 55, S. 35, 1894.

Die in den Tabellen IX—XII angeführten Resultate sind für die Untersuchung der Polarisationsgesetze wenig geeignet, da aus der Gleichung

$$h = \frac{W}{t} \log \frac{E}{(E - P)}$$

folgt, daß, wenn P konstant bleibt (oder sogar abnimmt), h mit wachsendem t fallen muß; deswegen sind die Berechnungen der Konstanten h und h_1 in die genannten Tabellen gar nicht eingefügt worden.

Bei der Berechnung der Hermann'schen Konstante konnte man schon früher bemerken, daß der die größten Abweichungen bedingende Faktor die lange Dauer der Polarisierung des Nerven ist. Deswegen wurden in Tab. XII die für die Erzielung der Konstanz des Wertes h günstigsten Bedingungen berücksichtigt.

Tabelle XIII.

Nervenlänge 7 mm; $I = 1{\cdot}7 . 10^{-5}$ Amp.; $W = 48400\ \Omega$: $E = 0{\cdot}824$ V.

t	i	W	P	h	h_1
2·17	$11 . 10^{-8}$	48400	4·84	52·3	84
3·83	$16 . 10^{-8}$	48400	7·75	51·7	101
	$I = 7{\cdot}1 . 10^{-5}$;		$E = 3{\cdot}88$.		
2·7	$40 . 10^{-8}$	48400	16·2	42	54
3·5	$52 . 10^{-8}$	48400	20·6	31·4	59
	$I = 11{\cdot}8 . 10^{-5}$;		$E = 5{\cdot}7$.		
2·83	$80 . 10^{-8}$	48400	38·6	67	85
4·4	$76 . 10^{-8}$	54600	41·4	51	82
	$I = 22 . 10^{-5}$;		$E = 12{\cdot}2$.		
2·17	$88 . 10^{-8}$	54600	48	4·35	63
3·4	$71 . 10^{-8}$	66000	47	33	61

Die auf Grund dieser Versuche berechneten Werte h differieren nur wenig untereinander. Die größte Differenz (67 und 31·4) könnte gänzlich außer acht gelassen werden, wenn bei der gegebenen Stromintensität die Größe h in diesen Grenzen einmal eine Zunahme, ein andermal eine Abnahme aufwiese. Indessen finden wir, daß für jede Stromintensität die Konstante einen deutlichen Gang aufweist. Wir müssen somit feststellen, daß die Hermann'sche Gleichung keinen Ausdruck vom Polarisationsverlauf im Nerven

gibt. Viel näher kommt der Wahrheit die von uns aufgestellte Gleichung mit der Konstante h_1, und obgleich die für verschiedene Stromintensitäten berechneten Werte von h_1 nur in engen Grenzen ab- und zunehmen, so sehen wir hier doch keine Harmonie, welche physikalische Konstanten auszuzeichnen pflegt. Demgemäß können wir uns mit der oben aufgestellten Gleichung nicht zufrieden geben.

Versuche mit dem Saitengalvanometer.

Das Saitengalvanometer ist für alle Polarisationsversuche vorzüglich geeignet. Wenn wir in den oben genannten Versuchen



Fig. 5.
$E = 0·16$ V.; $t = 1$ m. 10″.

(Methode II) anstatt des gewöhnlichen das Saitengalvanometer verwendet hätten, dann wären die Bestimmungen der Intensität des Polarisationsstromes sicher exakter gewesen. Andererseits wären die Versuche insofern komplizierter geworden, daß wir gezwungen wären, mit dem Widerstand fortwährend so zu manipulieren, daß der Faden aus dem Gesichtsfelde nicht verschwinden könnte. Der Hauptvorzug des Saitengalvanometers besteht aber in diesem Fall nicht in der Messung der maximalen Stromintensität, sondern in der treuen Wiedergabe von Entladungsverlauf des polarisierten Systems.

Den Verlauf der Polarisation an einem und demselben (1 cm langen) Nerven unter dem Einfluß einer wachsenden E stellen uns 5 Aufnahmen (Fig. 5—9) dar.

Die polarisierende elektromotorische Kraft E (bei jeder Abbildung angegeben) bezeichnet in diesem Fall den Potentialun-



Fig. 6.
$E = 0{\cdot}32$ V.; $t = 1$ m. 12″.



Fig. 7.
$E = 0{\cdot}65$ V.; $t = 1$ m. 14″.

terschied, welcher den den Nerven polarisierenden Elektroden zugeleitet wird. Unter der Kurve sehen wir die Zeichen der Zeitmarkierung. Der Abstand zwischen A und B entspricht 1 Sek. Die

Dauer der Polarisierung ist in allen Versuchen fast gleich. Was die Empfindlichkeit des Galvanometers anbetrifft, so entspricht



Fig. 8.
$E = 1{\cdot}2$ V.; $t = 1$ m. 17''.



Fig. 9.
$E = 1{\cdot}8$ V.; $t = 1$ m. 14''.

1 mm Fadenausschlag $4{\cdot}5 . 10^{-8}$ Amp. Wir sehen, daß der Charakter sämtlicher Kurven unabhängig ist von der Größe der Polarisation. Da die Kurven eine Ähnlichkeit mit der Kondensatorentla-

dung aufweisen, war es angezeigt zu untersuchen, ob die Gleichung der Kondensatorentladung diesen Kurven nicht entspräche. Bekanntlich wird die Entladung der Kondensatoren durch die Gleichung

$$V = V_0 e^{-\frac{t}{wc}}$$

ausgedrückt, wo V das Potential im Zeitmoment t, V_o das Potential im Zeitmoment 0, C die Kapazität und W den Widerstand bezeichnet. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß wir in dieser Gleichung statt V und V_o, P und P_o einsetzen können; da gleichzeitig C und W konstante Werte sind, so könnten wir für die Polarisation der Nerven die folgende Gleichung aufstellen:

(5) $$\log \frac{P_o}{P} = at$$

P_o entspricht der Depolarisationsgröße in der Zeit $t = 0$, P — in der Zeit t.

Die Berechnung der Kurve 8 nach dieser Formel ist in Tab. XIV wiedergegeben.

Tabelle XIV.

t	P	$a = \frac{1}{t} \log \frac{P_o}{P}$
0	28	
1	23·7	0·072
2	21·1	0·061
3	19·9	0·047
4	18·8	0·043
5	17·5	0·040
6	17	0·036
7	16·1	0·034
8	15·3	0·033
9	15	0·030
10	14·8	0·027
11	14·4	0·026
12	14·1	0·024

$P_o = 28$.

Es folgt aus diesen Berechnungen, daß die Gleichung (5) keinen genauen Ausdruck für den Ablauf der Depolarisation bietet, indem a mit der Zeit abnimmt.

Wohl aber läßt sich, wie das aus Tab. XV zu ersehen ist, die Depolarisationskurve ausgezeichnet nach der folgenden Gleichung berechnen

$$\log \frac{P_0}{P} = a\sqrt{t} \quad . \tag{6}$$

Tabelle XV.

t	P	$a = \frac{1}{\sqrt{t}} \log \frac{P_0}{P}$
0	28	
1	23·7	0·072
2	21·1	0·086
3	19·9	0·085
4	18·8	0·086
5	17·5	0·092
6	17	0·088
7	16·1	0·090
8	15·3	0·089
9	15	0·090
10	14·8	0·087
11	14·4	0·087
12	14·1	0·086
13	13·9	0·084
14	13·4	0·086
15	13	0·086
18	12·2	0·085
22	11·4	0·083
26	10·4	0·084
30	9·8	0·083

$P_0 = 28.$

Tab. XV enthält die Berechnung der Kurve der Fig. 7. Die Zeiteinheiten der Kolonne t entsprechen dem Wert von 2·01 mm = 0·084″; P_0 und P sind in mm ausgedrückt. Sollte es sich nun um eine Berechnung in absoluten Werten handeln, dann müßten die

Werte t mit 0·084″, die Werte P_0 und P mit $4{\cdot}5 \,.\, 10^{-8}$ Amp. und mit dem Widerstand im Nerven (56800 Ω einschließlich der Elektroden) multipliziert werden. Wir sehen, daß der Wert a auf der ganzen Länge der Kurve vollkommen konstant bleibt.

Tab. XVI, welche die Berechnung der Kurve der Fig. 8 enthält, gibt uns ein ganz ähnliches Ergebnis.

Tabelle XVI.

t	P	a
0	38	
5	28	0·058
10	23	0·068
15	20	0·072
20	18	0·072
25	16·5	0·072
30	15	0·073
35	14	0·073
40	13	0·074
45	12	0·074
50	11	0·077
60	9·5	0·075

$P_0 = 38.$

Die Zeiteinheiten (Kolonne t) sind in der letzten Tabelle in mm angegeben; 1 mm = 0·04″.

Alle oben angeführten Kurven sind mit einem Fallapparat aufgenommen worden; um den Depolarisationsverlauf auf einer längeren Strecke berechnen zu können, wurden mehrere Aufnahmen mit einem rotierenden Registrierapparat gemacht. An diesen Kurven (Fig. 1, 2, Tafel XXXVII) konnten wir den Polarisationsabfall im Zeitabschnitt von 5 Sekunden, d. h. beinahe bis zur vollständigen Depolarisation des Nerven berechnen. Tab. XVII enthält die Berechnung der Kurve 1, Tafel XXXVII.

Tabelle XVII.

t	P	a
0	45	
5	32	0·067
10	27·6	0·067
15	24 5	0 068
20	22·2	0·068
30	18·5	0·072
40	15·6	0·073
50	13·3	0·074
60	11·7	0·075
70	10	0·078
80	8·5	0·080
90	7·5	0·082
100	7·0	0·080
150	4·7	0·079

$P_0 = 45.$

Wir sehen, daß hier ebenfalls die Größe a auf der ganzen Kurvenstrecke konstant bleibt. Wenn wir berücksichtigen, daß in der Gleichung

$$\log \frac{P_0}{P} = a\sqrt{t}$$

P_0 uns den Wert in der Zeit 0 liefern soll, während in dem Experiment diese Bedingung nur approximativ erfüllt ist, da zwischen der Öffnung des polarisierenden und der Schließung des Polarisationsstromes eine bestimmte Zeit vergeht, wenn wir weiter berücksichtigen, daß sämtliche fallenden und rotierenden Apparate eine variable Geschwindigkeit [1]) aufweisen, dann müssen wir zu dem Schluß gelangen, daß die Gleichung 6 ein exaktes Gesetz für den Verlauf der Depolarisation des Nerven bietet. Die relativ mangelhafteste Konstanz des Wertes a, welche ich unter acht berechneten Kurven gefunden habe, sehen wir in Tab. XVIII (Fig. 2, Tafel XXXVII).

[1]) In Fig. 9 sehen wir z. B., daß die zweite Sekunde = 25 mm, die vierte = 18·5 mm (von links nach rechts) ist.

TAB. XVIII.

t	P	a
0	34	—
5	23·5	0·072
10	21	0·066
15	19	0·068
20	17·4	0·065
30	16	0·060
40	14·5	0·058
50	13·4	0·057
60	12·8	0·054
80	11	0·055
100	10·3	0·051
120	9·5	0·050
150	8·5	0·050

Wie aus dieser Tabelle zu ersehen ist, weist a einen schwach sinkenden Wert auf. Wenn wir dennoch das Experiment berechnen und für a einen Mittelwert von 0·06 annehmen, so erhalten wir eine ziemlich genügende Übereinstimmung (Tab. XIX) zwischen den gefundenen und den berechneten Werten.

TAB. XIX.

P gef.	P ber.
23·5	24·9
21	21·9
19	19·8
17·4	18·3
16	16
14·5	14·2
13·4	12·8
10·3	8·5
9·5	7·4
8·5	6·3

Da, wie bereits auseinandergesetzt wurde, die Depolarisation des Nerven eine exponentielle Funktion der Quadratwurzel der Zeit darstellt, so drängte sich als selbstverständliche Annahme die Möglichkeit auf, daß auch die Polarisation des Nerven im Laufe der Zeit ihren Ausdruck in einer analogen Gleichung finden kann; es wird dadurch erklärlich, warum wir in der ersten Hälfte der Abhandlung die Gleichung

$$h = \frac{W}{t} \log \frac{E}{(E - P)}$$

zur Anwendung brachten.

Die Kurven der Depolarisation des Nerven an der Kathode und an der Anode sind in den Fig. 3 und 4 der Tafel XXXVII abgebildet. Diese Kurven bieten nichts Neues.

Auf die Theorie der Polarisation wollen wir nicht näher eingehen, da eine Diskussion der auftauchenden Probleme mangels experimenteller Unterlage einen mehr oder weniger hypothetischen Charakter annehmen müßte.

Daß die Vorgänge bei der Polarisation der Nerven anders sind als die der gewöhnlichen elektrolytischen Polarisation, beweist schon der Name selbst. Gewöhnlich pflegt man von der Polarisation des Nerven zu sprechen — wir selbst haben stets diese Bezeichnung angewendet — während die Polarisation des Elektrolyten etwas ganz Anderes zu bedeuten hätte. In der Tat findet die Polarisation ausschließlich in Elektrolyten statt; es können nur die Elektroden polarisiert werden. Wenn wir so wie in allen an Nerven angestellten Experimenten den Strom zum beliebigen Elektrolyten mit einem Elektrodenpaar zuleiteten und mit einem anderen ableiteten, dann könnten wir unmöglich die genannten Polarisationswerte erhalten.

Aus diesem Grunde sind wir genötigt, die Ergebnisse der Elektrochemie nur mit Vorsicht auf dem Gebiete der sogenannten physiologischen Polarisation zu verwenden. Es eröffnen sich aber weite Aussichten bei Anwendung der die Polarisationskapazität betreffenden Ergebnisse der theoretischen Physik auf die uns interessierenden Erscheinungen. Ohne uns näher auf die Analyse der Erscheinung der Polarisationskapazität einzulassen, wollen wir nur kurz bemerken, daß die Arbeiten von Kohlrausch, Warburg und besonders von Kruger[1]) gezeigt haben, daß die Polarisation abhängig sein kann: 1) von der Änderung in der Dichte der Beladung der Doppelschicht, 2) von der Konzentrationsänderung und der Diffusion des gelösten Salzes, 3) von der Geschwindigkeit der Ionenreaktion. Es werden noch zahlreiche Untersuchungen notwendig sein, um nachzuweisem, welchem von den drei genannten Faktoren

[1]) Ann. der Physik, 1906, Bd. 21, S. 701.

entscheidende Bedeutung bei der Polarisation der Nerven zukommt. Aber schon aus den vorliegenden Versuchen wird man zu der Schlußfolgerung geleitet, daß die Polarisation des Nerven sowohl



Fig. 10.



Fig. 11.

von der Diffusion wie von der Doppelschichtenkapazität abhängig sein muß. Wäre die Nervenpolarisation ausschließlich durch die Diffusion bedingt, dann könnte die Depolarisation ihren Ausdruck nicht in einer exponentiellen Gleichung finden. Die logarithmischen

Relationen in der von uns aufgestellten Gleichung weisen deutlich auf die sich im Nerven während der Polarisation abspielenden kondensatorartigen Wirkungen hin. Wir sehen andererseits, daß die Depolarisation nicht direkt der Zeit proportional ist, wodurch der starke Einfluß der Diffusion zum Ausdruck gebracht wird. Es ist äußerst charakteristisch, daß, wenn der Nerv mittels derselben Elektroden polarisiert und depolarisiert wird, die Kurven der Depolarisation einen von den früheren Versuchen vollständig abweichenden Typus aufweisen.

Fig. 10 zeigt uns die Depolarisationskurve eines 2 mm langen Nervenstammes unter der Einwirkung von 0·05 V. während 10″.

Der Strom wurde mittels eines und desselben Elektrodenpaares (dünne Platindrähte) zu- und abgeleitet. Fig. 11 zeigt uns die Depolarisation derselben Elektroden in 0·1 n NaCl.

Wir sehen, daß die Polarisationskapazität der dem Nerven anliegenden Elektroden bedeutend geringer ist als beim Eintauchen derselben in NaCl. Mit großer Wahrscheinlichkeit können wir annehmen, daß in diesem Fall (Fig. 10) nur die Doppelschichtenkapazität mitwirkt.

Die Entscheidung der hier aufgeworfenen Fragen ist von außerordentlicher Wichtigkeit sowohl für die Theorie der Polarisation, wie für die Theorie der Nervenreizung.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Es ist eine neue Methode der Messung der Polarisation im Nerven ausgearbeitet worden, welche eine strenge Untersuchung der Gesetze der Polarisation gestattet.

Es wurde festgestellt, daß:

1) die Polarisation eines Nerven nur bis zu einem gewissen Zeitpunkt steigt und dann allmählich sinkt, bald nachdem das Maximum erreicht worden ist, und daß

2) der Widerstand in den Nerven während der Polarisation nur bei der Verwendung von starken Strömen eine Zunahme aufweist; daraus ergibt sich die Möglichkeit der Integration der Hermann'schen Gleichung

$$\frac{dP}{dt} = \frac{h(E-P)}{W}$$

1.

2.



3.

J. Dunin-Borkowski.





5.



4.

Dieses Gesetz wird durch die Experimente nicht bestätigt.
Es wurde das Gesetz der Depolarisation

$$P = P_0 e^{-a\sqrt{t}}.$$

gefunden und experimentell geprüft.

Zum Schluß möchte ich Herrn Prof. Cybulski für das lebhafte Interesse und sein stetiges Entgegenkommen, welches er mir bei der Ausführung dieser Untersuchungen bewiesen, auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank aussprechen.

O chłonieniu cukru w jelicie cienkiem. Wiadomość tymczasowa. — *Über Zuckerresorption im Dünndarm.* Vorläufige Mitteilung.

Note

de M. ***J. DUNIN-BORKOWSKI*** et M. ***H. WACHTEL,***

présentée par M. N. Cybulski m. t. dans la séance du 1 Juillet 1912.

Trotz zahlreicher Arbeiten von Heidenhain, Höber, Cohnheim u. a. ist die Frage der Resorption im Dünndarm noch nicht völlig geklärt. Bedingt ist das durch die Unvollkommenheit der angewandten Methoden, welche es nicht gestatten, alle mitwirkenden Faktoren zu berücksichtigen. Besonders entzieht sich einer direkten Analyse die aus dem Darm ins Blut resorbierte Flüssigkeit. Es erschien daher angezeigt, eine Methode zu suchen, die uns gestattet, auf beiden Seiten der Resorptionsmembran des Darmes streng in bezug auf osmotische und chemische Eigenschaften definierte Lösungen zu gebrauchen.

Im Laufe unserer Untersuchungen über die Zuckerresorption im Dünndarm begegneten wir jedoch einer merkwürdigen Tatsache, die uns zwang, von osmotischen Verhältnissen abzusehen und uns vorläufig auf quantitative Versuche über das Verhältnis zwischen dem resorbierten und im Blut nachweisbaren Zucker zu beschränken.

Unsere Methode beruht auf Untersuchung der Resorption im überlebenden Darm.

Bei einem Hund wurden in Narkose nach Eröffnung der Bauchhöhle im Mesenterium die Arterie und Vene eines Dünndarmabschnittes aufgesucht und in beide Gefäße Kanülen in der Blutstromrichtung eingesetzt. In den zum Versuch bestimmten Darm wurden an beiden Enden große Kanülen eingebunden und zuerst sein Lumen durchgespült. Nachher wurde eine bestimmte Menge der zu resorbierenden Flüssigkeit eingeführt und die Darmöffnun-

gen zugebunden. Jetzt wurde die Arterie mit dem Durchblutungsapparat in Verbindung gebracht und die Durchblutung eingeleitet Die Venenkanüle erhielt einen Gummischlauch, der das abfließende Blut oder die Ringerlösung in ein bereitstehendes Gefäß leitete. Bald füllten sich die der Arterie zugehörigen Kapillaren des Mesenteriums und des Darmes, was, je nachdem Blut oder farblose Flüssigkeit durchgelassen wurde, aus einer starken Röte oder auffallenden Blässe des entsprechenden Darmstückes zu ersehen war. Die Durchblutungsflüssigkeit zeigte sich bald in der Venenkanüle. Falls Blut angewendet wurde, kam es aus der Vene als tiefrotes, venöses Blut, welches zu dem hellroten, in die Arterie einströmenden einen scharfen Gegensatz bildete.

Jetzt wurde an beiden Enden des künstlich durchbluteten Bezirkes der Darm und ebenso sorgfältig das Mesenterium doppelt unterbunden. Das Darmstück mit dem Mesenterium wurde nun zwischen den Ligaturen vom Körper abgetrennt und vorsichtig in körperwarmes, flüssiges Paraffin eingelegt, so daß hiebei keine Gefäßknickung an den Einbindungsstellen der Gefäßkanülen entstand.

Falls die Operation einwandfrei gemacht wird, kommt überhaupt keine Blutung vor. Das Tier ist nach der Operation vielleicht noch gar lebensfähig.

Die im Wärmekasten in Paraffin eingelegte Darmschlinge zeigt bald peristaltische Bewegungen, welche sehr lebhaft werden. Man ließ jetzt die Resorption eine gewisse Zeit wirken und ging hierauf an die Analyse des zurückgebliebenen Darminhalts sowie der durch die Gefäße durchgeleiteten Flüssigkeit.

Der Durchblutungsapparat bestand aus einer zirka 1 Meter hohen Glasröhre, in welche die Durchspülungsflüssigkeit (Blut, Ringerlösung u. s. w.) aus einem Reservoir einströmte, wodurch der nötige „Blutdruck" erzeugt wurde. Ein besonders konstruierter Stöpsel besorgte automatisch die Füllung der Glasröhre. Diese war mit einem zweiten Reservoir verbunden, welches sich gleichfalls wie das Paraffingefäß mit der Darmschlinge in demselben Thermostaten befand. Dieses zweite Reservoir von zirka 1 Liter Inhalt enthielt auf Körpertemperatur vorgewärmte Durchspülungsflüssigkeit. Von hier wurde die Flüssigkeit durch Gummischläuche in die Arterie geleitet.

Der Zucker wurde in allen Versuchen nach der Methode von Bang bestimmt. Die Enteiweißung des Blutes wie auch der aus

dem Darm entleerten Flüssigkeit geschah nach der Methode von Patéin und Dufau[1]).

Versuche.

1. Hund, 7 kg. Chloroform-Narkose. Durchspülungsflüssigkeit: defibriniertes Rinderblut. Der Darm wurde mit 5%-iger Zuckerlösung gewaschen und **5·2** g Zucker (Traubenzucker) in 5%-iger Lösung eingeführt. Resorptionsdauer 1 Stunde. Bei der Entleerung des Darmes erhielt man 63 cm³ einer **2·1** g Zucker enthaltenden Flüssigkeit. Im durchgespülten Blut wurden **0·126** g Zucker gefunden. Zirka **3** g Zucker konnten nicht nachgewiesen werden!

2. Hund, Gewicht 11 kg. Hedonal-Narkose (intravenös). Durchspülungsflüssigkeit: defibriniertes Kalbsblut. In den Darm wurden 100 cm³ 4·5%-ige Traubenzuckerlösung eingeführt. Nach einer Stunde erhielt man bei Entleerung 82 cm³. Durchgespült wurden 520 cm³ Blut. Die Analyse ergab: Es wurden eingeführt in den Darm **4·5** g Traubenzucker, zurückerhalten **2·46** g, mithin betrug der Verlust **2·04** g. Der Zuckergehalt des defibrinierten Kalbsblutes betrug 0·019%. Im durchgespülten Blut wurden 0·286 g Zucker gefunden. Nach Abzug des eigenen Zuckergehaltes des Blutes (0·098 g) verbleiben **0·188** g. als nachgewiesener, ins Blut resorbierter Zucker. Es fehlten also im Blut **1·852** g des aus dem Darme verschwundenen Zuckers! — Der Chlorgehalt in der aus dem Darm entleerten Flüssigkeit betrug 0·04%.— Der Hund lebte, nachdem die im Körper zurückgebliebenen Darmenden vereinigt wurden, noch 24 Stunden.

Man nimmt heute an, daß der aus dem Dünndarm resorbierte Zucker in den Körper hauptsächlich auf dem Wege der Blutgefäße gelangt. Auf Grund experimenteller Untersuchungen sprach diese Meinung zuerst v. Mering[2]) im J. 1877 aus. Nachdem er Hunde mit Kohlehydraten gefüttert hatte, suchte er den eingeführten Zukker im Blut und in der Lymphe und fand im Blut der Pfortader eine Vermehrung des Blutzuckerprozentes. Diese Vermehrung war

[1]) Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden, Bd. II, 183.

[2]) v. Mering. Über die Abzugswege des Zuckers aus der Darmhöhle. Archiv f. Anat. u. Physiologie, Physiol. Abteilung, 1877, S. 379.

zwar im Verhältnis zu der Menge des in den Darm eingeführten Zuckers gering; wenn man jedoch berücksichtigt, wie viel Blut in der Zeiteinheit die Pfortader passiert, so konnte man annehmen, daß der Zucker, langsam resorbiert, im ganzen als solcher ins Blut der Pfortader gelangt. Die Vermehrung des Zuckergehaltes des Blutes nach Einführen von Zucker in den Darm bestätigten Bleile, Otto u. a. Heidenhain[1]) suchte für diese Erscheinung eine anatomische Grundlage zu schaffen, indem er sie damit in Zusammenhang brachte, daß in der Dünndarmzotte der Gefäßplexus dicht unter dem Epithel liegt, so daß einigermaßen der Zucker aus dem Darme es näher hätte, ins Blut zu gelangen; erst wenn die Menge der zu resorbierenden Flüssigkeit so groß ist, daß die Blutgefäße allein nicht alles bewältigen können, dann gelangt ein Teil der Flüssigkeit und mit ihr der Zucker in die Lymphgefäße, welche tiefer in der Zotte liegen. Im Einklang damit stellte Ginsberg[2]) im Laboratorium Heidenhain's fest, daß die Zuckermenge auch in der Lymphe stieg, falls er sehr große Mengen Zuckerlösung in den Darm einführte. Die Beobachtungen von Munk und Rosenstein[3]) an einem Menschen mit Lymphfistel bestätigten, daß die Zuckerresorption auf dem Wege der Lymphe nur in sehr geringem Maße stattfindet. Der Weg des resorbierten Zuckers in den Körper ist also im Blut anzunehmen.

Wenn man jedoch aus den Zahlen der Verfasser berechnen will, wieviel Gramm Zucker im durchgeflossenen Blut gefunden wurden, so ergibt sich, daß der erhaltene Wert viel kleiner ist als das aus dem Darm verschwundene Quantum Zucker. Ein Teil des „resorbierten“ Zuckers ist augenscheinlich irgendwo für die Analyse verloren gegangen.

In unseren Versuchen haben wir ein ganz ähnliches Resultat erhalten. Im ersten Versuche verschwinden aus dem

[1]) R. Heidenhain. Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflüger's Archiv, 43, 1888. Supplementheft.

Neue Versuche über die Aufsaugung im Dünndarm. Pflüger's Archiv, 56, 1894, S. 579.

[2]) S. Ginsberg. Über die Abfuhrwege des Zuckers aus dem Dünndarm. Pflüger's Archiv, 44, 1882, S. 316.

[3]) J. Munk und A. Rosenstein. Über Darmresorption nach Beobachtungen an einer Lymph- (Chylus-) fistel beim Menschen. Archiv f. Anat. u. Physiologie, Physiolog. Abteilung, 1890, S. 376.

Darm zirka **3** g, im zweiten **1·852** g Zucker, ohne daß sie im Blut nachgewiesen werden könnten!

Zum Vergleich wurden Versuche mit Durchspülung mit Ringerlösung angestellt.

3. Versuch. Hund, Gewicht 5·5 kg. Chloroform-Narkose. Durchspülungsflüssigkeit: Ringerlösung. Der Darm wurde mit 4·3%-iger Traubenzuckerlösung gewaschen. Nachdem 124 cm^3 aus dem Darm abgeflossen waren, wurde der Darm zugebunden. Aus der Analyse der Abwaschflüssigkeit ergab sich, daß im Innern des Darmes 43 cm^3 einer 3·6%-igen Zuckerlösung zurückgeblieben waren, was einem Gehalt von **1·556** g Zucker entspricht.

Resorptionsdauer: 1 Stunde. Aus dem Darm wurden 220 cm^3 mit **1·22** g Zucker und 0·32% NaCl erhalten. Es wurden 492 cm^3 Ringerlösung durch die Gefäße durchgelassen. Die Analyse ergab in der durchgespülten Ringerlösung **0·015** g Zucker. Der Verlust betrug **0·321** g Zucker.

4. Versuch. Hund, Gewicht 6·5 kg. Verblutungstod. Durchspülungsflüssigkeit: Ringerlösung. In den Darm wurden eingeführt 100 cm^3 einer 4·8%-igen Zuckerlösung (4·8 g Zucker). Resorptionsdauer: $^1/_2$ Stunde. Aus dem Darm erhalten: 140 cm^3 Flüssigkeit mit **4·57** g Zucker (3·3%-ige Zuckerlösung) und 0·25% NaCl. Es wurden 180 cm^3 Ringerlösung durchgespült. Die Analyse ergab in der durchgespülten Lösung **0·048** g Zucker. Verlust: **0·182** g Zucker.

Die Versuche mit Ringerlösung weisen auch einen Zuckerverlust auf, der aber im Verhältnis zu den Verlusten, welche man beim Durchlassen von Blut erhält, sehr gering ist.

Dieses Verschwinden des augenscheinlich resorbierten Zuckers kann auf verschiedene Weise gedeutet werden. Daß es sich um die Wirkung eines glykolytischen Fermentes der Darmschleimhaut handle, ist wahrscheinlich auszuschließen, da wir sonst in den Versuchen mit Ringerlösung die gleichen Resultate erhalten sollten, wie bei Blutdurchspülungsversuchen. Weitere Versuche sollen übrigens diesen Punkt klarstellen.

Wie bekannt, nahm Langstein[1]) und letztens Bywaters[2])

[1]) L. Langstein. Die Kohlehydrate des Serumglobulins. Monatshefte für Chemie, 25, S. 453.

[2]) Bywaters I. W. Über Seromucoid. Biochem. Zeitschrift, **15**, 1908, S. 322.

an, daß die Eiweißkörper des Blutes einigermaßen Zuckerüberträger sind. Eine besonders hervorragende Rolle soll dabei das „Seromucoid" spielen. Bywaters gibt an, daß in seinen Versuchen beim Hunde die Seromucoidmenge des Blutes auf der Höhe der Verdauung den doppelten bis dreifachen Wert der bei hungernden Tieren vorhandenen Menge erreichte. Falls es so ist, würden unsere Versuche für eine Bindung des resorbierten Zuckers im Blut sprechen. Es wäre das eine Bindung, die unserer Analyse den Zucker als freien, reduzierenden Zucker entzieht.

Es seien noch kurz die osmotischen Verhältnisse gestreift, wie sie uns die zitierten Versuche aufweisen. Übersichtlich zeigt sie uns die Tabelle.

Tabelle.

Versuche	Flüssigkeit eingeführt	Flüssigkeit erhalten	Zucker in den Darm eingeführt		Zucker in dem Darm zurückgeblieben		Zucker im Blut enthalten	Zucker Verlust	Chlornatrium	
Nr.	cm³	cm³	g	%	g	%	g	g	g	%
1	100	63	5·2	5·0	2·1	3·3	0·126	ca 3·0	—	—
2	100	82	4·5	4·5	2·46	3·0	0·188	1·852	0·03	0·04
3	45	220	1·556	3·6	1·22	0·5	0·015	0·321	0·7	0·32
4	100	140	4·8	4·8	4·57	3·3	0·048	0·182	0·35	0·25

Aus der Tabelle ersehen wir, daß, während in den Versuchen mit Blutdurchspülung die Flüssigkeitsmenge im Darm am Ende des Versuches abgenommen hat, in den Versuchen mit Ringerlösung eine starke Flüssigkeitsvermehrung im Innern des Darmes auftritt. Beim Durchspülen mit Blut werden bedeutend größere Mengen des Zuckers resorbiert und im Blut nachgewiesen als beim Durchspülen mit Ringerlösung. Daß auch die Werte des verlorengehenden, nicht nachweisbaren Zuckers bei Blutdurchspülungsversuchen die Werte der Ringerversuche übertreffen, ist schon hervorgehoben worden. Verschieden ist auch das Verhalten der Chlornatriumwerte, welche man in der Flüssigkeit im Darm am Ende des Versuches findet. Bei den Blutdurchspülungsversuchen

sind sie sehr klein. Die geringen Mengen von Chlornatrium im 2. Versuch können aus der Schleimhautoberfläche oder aus dem Sekret der Schleimhautdrüsen stammen. Bei den Ringerlösungversuchen erreichen dagegen die Chlornatriumwerte sowohl prozentuell wie absolut eine erhebliche Größe. Augenscheinlich diffundiert hier aus der durchgespülten Ringerlösung Wasser und Chlornatrium in das Darmlumen, was beim Durchspülen mit Blut nicht stattfindet.

Dabei kann man bemerken, daß das in den Darm diffundierende Chlornatrium die Tendenz zeigt, einen Ausgleich zwischen der osmotischen Spannung des Darminhaltes und der Durchspülungsflüssigkeit herbeizuführen, wogegen bei den Blutdurchspülungsversuchen trotz erheblicher Abnahme der osmotischen Spannung im Innern des Darmes eine solche regulatorische Diffusion nicht stattfindet. Es zeigt sich also, daß beim Blutdurchspülen das Darmepithel lebt und seine vitale Resorptionskraft im Sinne Heidenhain's, die sich in einseitiger Durchlässigkeit offenbart, aufweist, wogegen beim Ringerdurchspülen das Darmepithel augenscheinlich stark beschädigt, wenn nicht getötet wird, da es sich osmotisch fast wie eine tote Diffusionsmembran verhält.

Zum Schluß erfüllen wir die angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. N. Cybulski für das unserer Arbeit zuteil gewordene große Interesse auch an dieser Stelle herzlichst zu danken.

Studya z dziedziny anafilaksyi. — Anaphylaktische Studien.

Note

de M. *Z. SZYMANOWSKI*,

présentée par M. N. Cybulski m. t. dans la séance du 1 Juillet 1912.

I. Können Eiweiß fällende Mittel anaphylaxieähnliche Symptome erzeugen?

In Anlehnung an die von Doerr über die Wirkung der eiweißfällenden Kolloide bei intravenöser Injektion entwickelten Anschauungen wurde die Wirkung von $CuSO_4$, $Cu(NO_3)_2$, $ZnSO_4$, $HgCl_2$, $Pb(C_2H_3O_2)_2$, Phosphoromolybdänsäure, Tannin und Pikrinsäure bei intravenöser Einführung an Meerschweinchen untersucht. Es ergibt sich, daß Sublimat, Tannin und Phosphoromolybdänsäure in ihrer Wirkung eine große Ähnlichkeit mit dem anaphylaktischen Shock aufweisen (typischer Shock, Lungenblähung usw.). Fast alle diese Mittel üben eine typische Temperaturwirkung aus (Senkung bei großen, Steigerung bei schwächeren Dosen) und führen eine Verlangsamung der Blutgerinnung herbei.

II. Die Spezifizität der Antianaphylaxie.

Die mit zwei Serumarten präparierten und mit einem von ihnen in untertötlicher Dosis reinjizierten Tiere erweisen sich für das andere Serum nicht als antianaphylaktisch; trotzdem wird der Überempfindlichkeitsgrad für das zweite Serum der Präparierung etwas herabgesetzt, und zwar um so mehr, je schwächer der Überempfindlichkeitsgrad ist und je höher die antianaphylaktisierende Dosis des ersten Reinjektionsserums war.

III. Zur Frage von dem sogenannten Bakterienanaphylatoxin.

Im Gegensatz zu den Angaben von Besredka und seinen Mitarbeitern ist der Peptongehalt des Nährbodens keine conditio sine qua non zum Giftigwerden des Meerschweinchenserums im Anaphylatoxinversuch von Friedberger.

Aus dem Mikrobiologischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau, unter der Direktion des Herrn Prof. Dr. J. Nowak.

Niekrzepliwość krwi w odruchowej czynności wydzielniczej ślinianek i gruczołu trzustkowego. Ogólne prawo wydzielania soków trawiennych. — Die Ungerinnbarkeit des Blutes bei der reflektorischen Tätigkeit der Speicheldrüsen und der Bauchspeicheldrüse. Das allgemeine Sekretionsgesetz der Verdauungssäfte.

Mémoire

de M. *L. POPIELSKI,*

présenté par M. L. Marchlewski m. t. dans la séance du 3 Juin 1912.

Eine Begleiterscheinung der Speichelsekretion bildet die Verminderung der Gerinnbarkeit des Blutes der Submaxillardrüse unter dem Einfluß der Reizung der Chorda tympani, des Nervus sympathicus, unter der Einwirkung des Pilokarpins. Die durch den Einfluß von $BaCl_2$ bewirkte Herabsetzung der Gerinnbarkeit des Blutes im ganzen Organismus verursacht die Sekretion aller Verdauungssäfte. Diese unter dem Einfluß von $BaCl_2$ erfolgte Sekretion hat einen explosiven Charakter, und zwar infolge der Verengerung der Blutgefäße, welche die Drüsentätigkeit erschwert. Der Blutdruck unterliegt bei Einwirkung von $BaCl_2$ Schwankungen, und diese spiegeln sich ebenfalls in der Sekretion der Säfte ab. Die durch Einführung von Vasodilatin, Atropin und Morphin in die Blutbahn bewirkte Verminderung der Gerinnbarkeit des Blutes im ganzen Organismus wird gleichzeitig von einer großen Dilatation der Blutgefäße der Bauchhöhle begleitet. Diese Erscheinungen gehen unmittelbar einer reichlichen Sekretion des Pankreas- und Magensaftes und der Galle voran. Dasselbe erhalten wir bei Bluttransfusion und bei anaphylaktischem Schock. In diesen beiden Fällen begegnen wir einer reichlichen Sekretion des Pankreassaftes, gemäß einer stark ausgeprägten Ungerinnbarkeit des Blutes und einem stark herabgesetzten Blutdruck. Die Dilatation der Bauchgefäße allein verursacht keine Sekretion. Das Atropin bewirkt die Erweiterung der

Blutgefäße der Submaxillardrüse, ruft aber keine Speichelsekretion hervor, weil keine Verminderung der Blutgerinnbarkeit erfolgt. Ebenso führt die Reizung des N. depressor die Erweiterung der Blutgefäße in der Bauchhöhle herbei, ruft aber keine Pankreassaftsekretion hervor, weil keine Blutungerinnbarkeit dabei vorhanden ist. Die Einführung des β-Imidazolyläthylamins in die Blutbahn erniedrigt ganz deutlich den Blutdruck, ruft aber keine Pankreassaftsekretion hervor, weil die Gerinnbarkeit des Blutes nicht nur nicht herabgesetzt, sondern sogar gesteigert wird.

In meiner in den Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften in Krakau publizierten Arbeit [1]) habe ich den Beweis geführt, daß die Sekretion des Pankreassaftes unter dem Einfluß von Vasodilatin auch dann zustande kommt, wenn der Blutdruck gleich Null ist. Die Sekretion wird in diesem Falle durch den in den Interzellularräumen der Bauchspeicheldrüse herrschenden Druck bewirkt. Diese Sekretion ist eben — wie ich es in der oben zitierten Arbeit nachzuweisen suche, — eine „Filtration unter Druck“.

In den von mir bis jetzt gewonnenen Tatsachen erfolgte die Sekretion des Speichels oder des Pankreassaftes dort, wo neben der Erweiterung der Blutgefäße die Ungerinnbarkeit, bzw. die Verminderung der Gerinnbarkeit des Blutes auftrat. Unerforscht blieben aber die Bedingungen der unter dem Einfluß mancher als Sekretionsmittel bekannten Körper reflektorisch auftretenden Tätigkeit der Speicheldrüsen und des Pankreas.

In der vorliegenden Arbeit befasse ich mich mit der Bestimmung der Blutgerinnbarkeit bei der Tätigkeit der Speichel- und der Pankreasdrüse auf reflektorischem Wege und bei der Tätigkeit der Speicheldrüsen unter dem Einfluß des Muskarins.

Die Blutgerinnbarkeit bei der reflektorischen Tätigkeit der Speicheldrüsen und des Pankreas.

Die Bestimmung der Blutgerinnbarkeit führte ich nach der von mir in der oben zitierten Arbeit beschriebenen Methode von Brodie aus. Um eventuelle methodische Fehler zu verhüten und die erhaltenen Ergebnisse als sichere Tatsachen hinstellen zu kön-

[1]) O zasadniczych zjawiskach w czynności wydzielniczej gruczołów trawiennych. (Rozprawy Wydz. mat.-przyr., Bd. LI, ser. B).

nen, wurde die Bestimmung der Blutgerinnbarkeit in vielen Fällen zugleich von mir und meinem Assistenten Dr. Czubalski vorgenommen.

Die vorher ausgeführten Kontrollversuche zeigten bei unseren Bestimmungen eine Differenz von höchstens 20″—30″. Außerdem fing ich bei der Untersuchung des Blutes aus der Pankreasdrüse dasselbe zugleich in eine Eprouvette auf und führte in derselben die Bestimmung der Gerinnbarkeit in üblicher Weise aus.

Da die Differenzen in der Gerinnbarkeit des Blutes der ruhenden und der tätigen Drüse stark ausgeprägt waren, ließ sich mittels der letzteren, überhaupt ungenauen Methoden nur eine Verminderung der Gerinnbarkeit feststellen, und erst mit Hilfe der Methode von Brodie konnte eine genaue Bestimmung vorgenommen werden.

Die Speicheldrüsen.

Die Untersuchungen führte ich an der Submaxillardrüse aus. In die Whartonian'sche Fistel wurde eine Kanüle zwecks Bestimmung der Speichelsekretion und in die *V. maxillaris externa* eine Kanüle zum Auffangen des Blutes eingeführt. Um die Speichelsekretion anzuregen, wurde in die Mundhöhle des Hundes 0·4%-ige HCl gegossen. Den Verlauf der Blutgerinnbarkeit während der reflektorischen Tätigkeit der Drüse zeigt folgender Versuch.

23. Jänner 1912. Hund von 11 kg Gewicht. Das Tier wurde durch Einführung von 3 cm^3 einer 1%-igen Kurarelösung in die Blutbahn immobilisiert. Diese Methode ist nicht zweckentsprechend, weil, wie Czubalski nachgewiesen hat, das Blut ungerinnbar und der Blutdruck herabgesetzt wird. Will man den Versuch ausführen, muß man ziemlich lange warten, bis die Gerinnbarkeit des Blutes wiederum zur Norm zurückgekehrt ist. Die Durchtrennung des Rückenmarks kann nicht angewendet werden, weil der Blutdruck bedeutend sinkt und das Blut infolgedessen nur sehr langsam aus der Kanüle herausfließt, so daß es unmöglich ist, Blut behufs Ausführung der Bestimmungen aufzufangen.

Die Bestimmung der Gerinnbarkeit des Blutes nach Einführung von Kurare wurde von Zeit zu Zeit ausgeführt. Die erhaltenen Zahlen sind folgende:

1) 14′ 14″, 2) 9′ 00″, 3) 8′ 03″. 4) 5′ 55″.

Erst zu dieser Zeit wurde die 0·4%-ige HCl-Lösung in die Mund-

höhle des Versuchstieres gegossen. Das während der 100 Millimeterteilstriche in einer Minute betragenden Speichelsekretion zur Bestimmung aufgefangene Blut gerinnt nach 10′ 25″, bei 60 Teilstrichen in einer Minute — nach 8′ 00″, bei noch geringerer Sekretion gerinnt es nach 7′ 40″ und 7′ 18″. Nachdem die Sekretion ganz aufgehört hat, gerinnt das Blut nach 5′ 25″.

Wie aus dem eben angeführten Versuche zu ersehen ist, sind die Unterschiede der Gerinnbarkeit des Blutes in der Norm und während der reflektorischen Tätigkeit der Drüse ganz ausgesprochen. In der Norm gerinnt das Blut im obigen Versuche nach 5′ 25″, während der Tätigkeit der Drüse nach 10′ 25″. Es muß hier bemerkt werden, daß gleichzeitig mit diesem Phänomen während der reflektorischen Tätigkeit der Drüse auch gesteigerte Schnelligkeit und eine deutliche Veränderung der Eigenschaften des Blutes auftreten. Das Blut fließt aus der Vene nicht nur schneller heraus, sondern es wird stark rot, arteriell. Man wird wohl begreifen, daß infolge der Erweiterung der Blutgefäße nur in der Drüse der Blutdruck in den Kapillargefäßen steigt und hiedurch der Druck, unter welchem die Sekretion erfolgt, ebenfalls gesteigert wird.

Die Bauchspeicheldrüse.

Das Phänomen der verminderten Blutgerinnbarkeit tritt bei der reflektorischen Tätigkeit der Bauchspeicheldrüse noch deutlicher hervor.

Die Versuche wurden an Hunden, denen das Rückenmark durchgeschnitten worden war, ausgeführt. Das Blut zur Untersuchung wurde der Pankreasvene an der Stelle entnommen, wo sich die Bauchspeicheldrüse vom Duodenum entfernt. In zwei Versuchen wurde das Blut durch Venenpunktion gewonnen. In einem Versuche führte ich eine Kanüle in die Vene in ähnlicher Weise ein, wie ich es immer bei der Untersuchung der Speicheldrüsen tat, in einem anderen Versuche endlich kam in die Vene dieselbe Glaskanüle, durch welche ich zuvor die Jugularvene desselben Hundes durchgezogen und nach Umstülpung an beiden Enden abgebunden hatte. Diese Versuchsanordnung wurde deshalb getroffen, damit das aus der Vene herausfließende Blut mit der normalen Gefäßwand in Berührung komme und hiedurch ein mehrmaliger Wechsel der Kanüle vermieden werde.

Die von mir erhaltenen Resultate sind aus folgenden Versuchen zu ersehen:

25. Januar 1912. Hund von 11 kg Gewicht. Durchschneidung des Rückenmarkes. Künstliche Atmung. Das der Pankreasvene durch Punktion entnommene Blut gerinnt in der Norm nach 7′ 18″

Zeit	Das Niveau in der Röhre	
Um 12h 57′	58	
58′	58	
59′	59	
1h 00′	59	
02′ 10″	60	Einführung in das Duodenum von 40 cm^3 0·36%-iger HCl.
03′	65	
04′	85	
05′	135	
06′	225	
06′ 30″	275	
07′	0	
08′	102	
09′	224	
10′ 30″	0	Das Blut wird entnommen; es gerinnt nach 23′ 43″.
11′	125	
12′ 30″	15	(Die Kanüle wird gewechselt).
13′	70	
13′ 30″	120	Die Sekretion vermindert sich allmählich und beträgt:
um 1h 38′	0	
39′	— 0	
40′	— 1	
48′	10	Das zur Untersuchung entnommene Blut gerinnt nach 7′ 25″.

2. April 1912. Hund von 18 kg Gewicht. Durchschneidung des Rückenmarks. Künstliche Atmung. Durchschneidung der *Nn. vagi.* Pankreasfistel. In einer Minute werden ungefähr zwei Teilstriche sezerniert.

Ohne das Versiegen der Sekretion abzuwarten, wurde das Blut zur Untersuchung genommen. Das Blut gerinnt nach 13′ 41″.

Um 12h 30′ wurden in das Duodenum 40 cm^3 0·36%-iger HCl eingeführt.

	Das Niveau des Pankreassaftes in der Glasröhre	
Um 12h 33′	20	
34′	40	
35′	62	
36′	70	
37′	85	
38′	100	Das Blut wurde entnommen; es gerinnt nach 17′ 42″ (Czubalski), nach 18′ 00″ (Popielski).

Um 1h 18′ hört die Sekretion gänzlich auf.

Um 1h 18′	— 62	
19′	— 63	
20′	— 63	
22′	— 63	
26′	— 63	Blut wurde entnommen; es gerinnt nach 8′ 40″ (Popielski), nach 9′ 10″ (Czubalski).

Um 1h 55′ wurden 10 cm³ 1%-iges Atropin sulfur. subkutan eingespritzt.

Um 2h 20′	— 0	Die Pupillen sind weit; in das Duodenum wurden 40 cm³ 0·36% HCl eingeführt.
22′ 30″	— 0	
23′	15	
24′	50	
25′ 30″	72	
26′	120	Blut wurde entnommen; es gerinnt nach 17′ 20″.
27′	152	
27′ 30″	192	Die Sekretion vermindert sich allmählich.
3h 15′	110	
20′	115	
23′	116	Blut wird entnommen; es gerinnt nach 13′ 05″.
40′	140	
4h 37′	168	
57′	173	Blut wird entnommen; es gerinnt nach 13′ (Czubalski), nach 13′ 13″ (Popielski).
5h 20′	186	

	Das Niveau des Pankreassaftes in der Glasröhre	
Um 5h 35′	188	Aus der Vene werden in einen Glaszylinder innerhalb 15″ — 4·5 cm³ Blut abgelassen. Das Blut gerinnt in der Eprouvette nach 8′.
55′	— 0	In das Duodenum werden 40 cm³ 0·4% HCl eingeführt.
56′	40	
57′	105	
58′	176	
59′	246	
6h 00′	0	(Die Kanüle wird gewechselt).
01′	72	In die Eprouvetten wird Blut abgelassen: 1) innerhalb 15″ — 6 cm³ 2) „ 15″ — 7 „ 3) „ 15″ — 6 „ Es gerinnt nach 20′.
02′	142	
03′	212	
04′	55	(Die Kanüle wird ausgewechselt).
05′	121	
06′ 30″	236	

Aus den angeführten Versuchen ist leicht zu ersehen, daß während der reflektorischen Tätigkeit der Drüse die Gerinnbarkeit des Blutes sich bedeutend vermindert. Nachdem die Sekretion fast gänzlich aufgehört hatte (1 Teilstrich in 5—6 Minuten), gerann das Blut nach 8′ 40″. Während der Sekretion, welche 2 Teilstriche in der Minute beträgt, gerinnt das Blut nach 13′ 41″, 13′ 05″, 13′ 00″ in verschiedenen Stadien des Versuches (am Anfange und am Ende). Während der Sekretion, welche 15—20 Teilstriche in einer Minute beträgt, erfolgt die Gerinnung des Blutes nach 17′ 42″, 17′ 20″, und während der 70 Teilstriche in einer Minute betragenden Sekretion nach 20′. Die letzte Bestimmung darf nicht mit den vorhergehenden verglichen werden, weil sie nicht nach der Methode von Brodie, sondern auf übliche Weise direkt in der Eprouvette ausgeführt wurde. Das Atropin übt keinen Einfluß auf die Sekretion des Pankreassaftes oder auf die Gerinnbarkeit des Blutes aus.

Es muß bemerkt werden, daß die Schnelligkeit des Blutes und dessen Eigenschaften während der sekretorischen Funktion der Bauchspeicheldrüse andere sind, als in der Norm. Das Blut wurde

hellrot, die Schnelligkeit des Ausfließens wurde größer. Im Stadium der Inaktivität der Drüse betrug die Menge des in einer Minute ausfließenden Blutes 18 cm³, im Stadium der Sekretion 24, 28, 24 cm³ (drei Bestimmungen).

Diese Tatsachen weisen darauf hin, daß während der sekretorischen Funktion der Drüse regelmäßig zwei Phänomene, d. h. die Erweiterung der Blutgefäße und die Verminderung der Blutgerinnbarkeit auftreten.

Muskarin.

Ich wandte mich hierauf zu den Körpern, welche ähnlich wie Pilokarpin eine Speichelsekretion hervorrufen. Ich verwendete vorerst Muskarin, welches die sekretorische Funktion der Speicheldrüsen entschieden steigert. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen sind im folgenden Experimente veranschaulicht:

20. Mai 1912. Hund von 11 kg Gewicht. In Chloroformnarkose wurde in die Whartonian'sche Fistel eine Kanüle eingeführt und auch eine kleine Kanüle in die *Vena maxillaris externa* (zum Auffangen des Blutes) hineingeschoben; die *Chorda tympani* wurde durchschnitten. Die Speichelausscheidung war sehr gering, sie betrug ungefähr 1 Teilstrich in 4—5 Minuten. Die Blutgerinnbarkeit war in vier Bestimmungen, wie folgt:

1. 8′ 15″, 2. 8′ 30″, 3. 7′ 32″, 4. 8′ 00″.

Um 7h 04′ wurden subkutan 6 cm³ einer 0·1%-igen Muskarinlösung eingeführt. (Synthetisches Muskarin mit schwachem Methylamingeruch befindet sich seit einigen Jahren im Laboratorium).

	Das Niveau des Pankreassaftes in der Glasröhre
Um 7h 05′	0
06′	[illegible]
08′	[illegible]
10′	1
14′	25
15′	31
16′	37
17′	44
18′	52

	Das Niveau des Pankreassaftes in der Glasröhre	
Um 7h 19′	64	
20′	85	
21′	110	
22′	135	
23′	158	Blut wurde entnommen; es gerann nach 19′ 30″ (Popielski), nach 19′ 20″ (Domaszewicz).

Wie man aus dem obigen Versuch ersieht, ist der Unterschied im Blutgerinnen außerordentlich groß. Im inaktiven Zustande der Drüse gerinnt das Blut nach 8 Minuten, dagegen im aktiven, durch das Muskarin hervorgerufenen erfolgt die Gerinnung erst nach 19 Minuten. Die Einführung von Atropin hebt sowohl die Erscheinung der Sekretion, als auch die Erscheinung der verminderten Gerinnbarkeit auf. Nach Einführung des Atropins gerinnt das Blut nach 6′ 35″.

In dem Versuche mit Muskarin verdienen folgende Tatsachen Beachtung: das aus der Drüsenvene hervorfließende hellrote Blut und das bedeutend schnellere Herausfließen desselben aus der Vene. Die Schnelligkeit des Blutherausfließens habe ich nicht genauer bestimmt, es war jedoch diese Erscheinung sehr auffallend. Während die Vertiefung in der Hautwunde im normalen Zustande sich während 50″ mit Blut füllte, geschah dies bei Anwendung von Muskarin während 6″—8″. Nach subkutaner Einführung von Atropin vermindert sich die Gerinnbarkeit des Blutes in dem Maße, als sich die Ausscheidung verringert..

Während der Speichelsekretion, welche in einer Minute 15 Teilstriche betrug, gerann das Blut nach 13′ 6″. Als aber die Speichelausscheidung vollständig aufgehört hatte, d. h. als das Atropin zu wirken begann, erfolgte Blutgerinnung nach 6′ 35″. Gleichzeitig war das Blut bedeutend dunkler.

Unter der Wirkung von Nikotin ist die Speichelausscheidung von sehr kurzer Dauer und die Blutentnahme deshalb gerade während der Ausscheidung sehr erschwert. Wiederholte Nikotineinführung ruft keine Ausscheidung mehr hervor. Nach der kurzen Ausscheidungsperiode unter der Wirkung des Nikotins hört die Sekretion vollständig auf. In einem Versuche gerann das Blut vor Einführung des Nikotins bei geringer Speichelsekretion nach 10

Minuten. nach Einführung des Nikotins während der Periode des vollständigen Ausbleibens der Sekretion nach 6′.

In den von mir beschriebenen Untersuchungen tritt die Sekretion des Speichels und des Pankreassaftes immer beim Vorhandensein von zwei Bedingungen auf: der verminderten Blutgerinnbarkeit und Erweiterung der Blutgefäße. Die Bedeutung dieser beiden Bedingungen ist ganz klar.

Die flüssigen Blutteile können in die Interzellularräume der Drüse nur durch die erweiterten Gefäße gelangen.

Wenn das Blutgefäß z. B. durch Einführung von Adrenalin verengert wird, findet eine Säfteausscheidung nicht statt. Die entgegengesetzte Ansicht Langley's gründet sich auf ungenau ausgeführte Versuche. Das Adrenalin hebt die Sekretion, falls eine solche stattgefunden hat, nicht auf. Wenn wir jedoch das Adrenalin zu einer Zeit einführen, wo es gar keine Sekretion gibt, so wird es keine Saftausscheidung hervorrufen.

Die Reizung der *Nervi sympathici* ruft eine Speichelausscheidung dann hervor, wenn die Verengerung der Blutgefäße einer Erweiterung derselben Platz macht.

Damit die flüssigen Blutteile durch die Blutgefäßwände hindurchtreten, ist eine verringerte Blutgerinnbarkeit erforderlich. Normal gerinnendes Blut würde beim Durchtritt durch die mikroskopisch engen Gefäßwandräume sofort ein Fibrinnetz bilden. Daher findet auch unter normalen Bedingungen kein Durchsickern der flüssigen Blutteile in die Interzellularräume der Drüse statt und diese schwillt auch nicht an. Das Durchsickern der flüssigen Blutteile ist aber möglich, und erklärlich ist diese Erscheinung nur durch Verringerung der Blutgerinnbarkeit. Kleine Schwankungen in der Blutgerinnbarkeit können bereits die Ausscheidung bewirken.

Bei Einführung von Vasodilatin erfolgt die Sekretion des Pankreassaftes sogar dann, wenn die Blutgerinnbarkeit nur um zwei Minuten verzögert ist. Die Größe der Ausscheidung läuft parallel mit dem Grade der Ungerinnbarkeit des Blutes. Je stärker die Ungerinnbarkeit hervortritt, desto größer ist die Ausscheidung des Pankreassaftes.

Leicht zu beantworten ist die Frage, bei welchem absoluten Blutgerinnbarkeitsgrade (nach der Brodie'schen Methode) die Ausscheidung erfolgt.

Offenbar hat die Weite der Blutgefäße einen Einfluß auf den

Ausscheidungseffekt. Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen kann ich nun feststellen, daß beim Blutgerinnen nach 10 Minuten eine ganz deutliche Speichelsekretion auch dann stattfindet, wenn die *Chorda tympani* und die *Nervi sympathici* durchschnitten sind. Die Ausscheidung ist gering, da auf diese Erscheinung auch die Weite der Blutgefäße einen Einfluß ausübt.

Dasselbe gilt für die Pankreasdrüse. Wenn wir eine große Dosis von Vasodilatin einführen, um eine bedeutende Verminderung des Blutdrucks herbeizuführen, so dauert eine energische Sekretion höchstens 14 Minuten. Eine geringe Ausscheidung dauert dagegen so lange, als die Blutgerinnbarkeit verringert und die Blutgefäße erweitert sind, und sie hört auf, sobald der Blutdruck hochgradig gesteigert wird.

Während des Erstickens findet die Ausscheidung des Speichels, doch nicht die von Pankreassaft statt, und zwar deshalb, weil die Pankreasblutgefäße verengert sind. Der Blutdruck steigt während des Erstickens infolge der Verengerung der Blutgefäße, hauptsächlich derjenigen der Bauchhöhle. Wenn man jedoch, wie ich es in meinen Versuchen getan habe, das Rückenmark unterhalb der *Medulla oblongata* durchschneidet, um auf diese Weise die Möglichkeit der Verengerung der Blutgefäße der Bauchhöhle aufzuheben, dann erfolgt beim Ersticken auch deutlich die Sekretion des Pankreassaftes.

Wenden wir uns nun der Frage nach der Gerinnbarkeitsgrenze zu, bei der keine Ausscheidung stattfindet. Aus meinen Untersuchungen ergibt sich nun auch, daß bei Blutgerinnbarkeit von ungefähr 6′—7′ nach Brodie keine Sekretion stattfindet. In den von mir ausgeführten Untersuchungen ist die Verringerung der Blutgerinnbarkeit eine der unentbehrlichsten Bedingungen für die Sekretionstätigkeit der Drüsen. Diese verringerte Blutgerinnbarkeit beobachten wir außerhalb des Organismus unter Bedingungen, die für das Blut nicht normal sind, während der die Ungerinnbarkeit des Blutes bewirkende Körper zerfällt. Daher kommt es, daß das Blut nach einiger Zeit gerinnt. Andererseits benützen wir bei unseren Versuchen immer das durch die Drüse hindurchfließende Blut, welches den ihre Ungerinnbarkeit bewirkenden Körper enthält. Wir haben daher mit einer Mischung von normalem, immer durch die Drüse hindurchfließendem und von dem die Eigenschaft der Ungerinnbarkeit annehmenden Blute zu tun. Es ist daher klar, daß

solches Blut nach einiger Zeit gerinnen muß. Mit anderen Worten, das normale Blut beschleunigt das Gerinnen des Blutes, weil jener Körper, welcher die Ungerinnbarkeit bewirkt, zerfällt. Wir besitzen hiefür Beweise, wenn auch nur indirekte.

Wenn man während des anaphylaktischen Shocks dem Hunde im Augenblick des niedrigsten Druckes Blut entnimmt, so gerinnt es während 2—3 Tagen nicht. Wenn wir nun das Plasma dieses nichtgerinnenden Blutes zum normalen Blute des Hundes hineintun, wird das letztere viel langsamer gerinnen.

Wenn wir z. B. $^1/_4$ ccm Serum zu 5 ccm des normalen Blutes hinzufügen, gerinnt dieses Blut nach 39 Minuten.

Das Blut gerinnt:

bei	Hinzugabe	von	$^1/_2$	ccm	Serum	zu	5	ccm	normalem Blut	nach	1^h 20′,
„	„	„	1	„	„	„	„	„	„	„	4^h 20′.
„	„	„	2	„	„	„	„	„	„	„	10^h 00′.

Reines Blut gerinnt nach 8 Minuten.

Es ist also aus diesem Versuche zu ersehen, daß im normalen Blut der Körper, welcher die Ungerinnbarkeit bewirkt, zerfällt und daß infolgedessen das Blut gerinnt. Es zerfällt auch jener Körper, welcher in unseren Versuchen das Gerinnen des Blutes verlangsamt. Beide Körper entstehen höchstwahrscheinlich im Endothelium der Blutgefäße während des anaphylaktischen Shocks, in den Gefäßen der Bauchhöhle während der Sekretion, in den mitgeteilten Versuchen im Endothelium der Blutgefäße der arbeitenden Drüse. Es läßt sich selbstverständlich daraus noch kein Schluß auf die Identität der betreffenden Körper ziehen, man darf sie nur für sehr wahrscheinlich hatten, und zwar umso mehr, da beide Körper die gleichen Sekretionserscheinungen herbeiführen. Wir werden also verstehen, weshalb in unseren Experimenten das Blut nach einiger Zeit gerinnt.

Die Ausscheidung des Pankreassaftes bei Einführung von Morphin (1), Atropin (1), Vasodilatin (2), Urohämolysin (4), Kurare (3) in die Blutbahn und bei Transfusion des Blutes ist identisch mit der Sekretion während des anaphylaktischen Shocks (7). Man kann daher behaupten, daß der die Ungerinnbarkeit hervorrufende Körper in allen diesen Fällen derselbe ist. Jedenfalls ist für uns gegenwärtig die Tatsache von Bedeutung, daß die Tätigkeit der Verdauungsdrüsen (der Speicheldrüsen, der Bauchspeicheldrüse) als

Ausdruck der verringerten Blutgerinnbarkeit und Erweiterung der Blutgefäße auftritt. Auf welche Ursachen auch diese Erscheinungen zurückgeführt werden mögen, immer begegnen wir der Sekretion als einer notwendigen, unvermeidlichen Erscheinung.

Meine Untersuchungen führen mich zu dem Schluß, daß der die Ungerinnbarkeit des Blutes bewirkende Körper sich während der Drüsentätigkeit im Endothelium der Kapillargefäße der Drüsen bildet. Es ist vollständig klar, daß in den Endothelzellen selbst Veränderungen auftreten können, infolge deren der erwähnte Körper entstehen und eine Sekretion hervorrufen kann.

Im Lichte meiner Untersuchungen wird die paralytische Speichelausscheidung nach Durchschneidung der *Chorda tympani* verständlich. Die Ausscheidung erfolgt nicht sogleich nach der Durchschneidung, sondern erst nach einiger Zeit, so daß wir erst nach etlichen Tagen eine mehr oder weniger ergiebige Sekretion beobachten können. Höchst wahrscheinlich haben wir es hier mit Degenerationsprozessen zu tun, welche längs des Nerven fortschreitend, auch auf die Endothelzellen übergreifen. Infolge der Degenerationsprozesse bildet sich in den Zellen der die Ungerinnbarkeit des Blutes hervorrufende Körper, der die Ausscheidung herbeiführt.

Nach Anlegen einer Pankreas-Fistel tritt bei manchen Hunden nach Verlauf von 2—3 Wochen eine reichliche Saftausscheidung auf. Man darf vermuten, daß infolge postoperativer chronischer Entzündungsprozesse bei gewissen Hunden Veränderungen im Endothel der Gefäße auftreten und daß dieselben die Bildung des die Ungerinnbarkeit des Blutes bewirkenden Körpers verursachen.

In manchen Fällen der Hypersekretion der Magendrüsen darf man vermuten, daß im Endothel der Kapillargefäße Veränderungen eingetreten sind, welche den oben erwähnten Veränderungen in der Pankreasdrüse ähnlich sind. Die von mir angeführten Erscheinungen der Hypersekretion der Drüsen verlieren ihre Rätselhaftigkeit, werden klar und verständlich und weiteren Untersuchungen zugänglich.

In meinen Untersuchungen befaßte ich mich mit Versuchen an zwei am meisten zugänglichen Drüsen: mit der Submaxillar- und der Bauchspeicheldrüse. Man darf jedoch voraussetzen, daß die von mir beobachteten Erscheinungen allen Verdauungsdrüsen und vielleicht allen Drüsen überhaupt gemeinsam sind.

Die Magendrüsen sind unter den gleichen Bedingungen tätig

wie die Bauchspeicheldrüse. Die Einführung von Morphium und Vasodilatin in die Blutbahn ruft ebenfalls eine Ausscheidung von Magensaft hervor. Dieselben Nerven verursachen bei ihrer Reizung die Sekretionstätigkeit des Magens. Eine Verallgemeinung erscheint also gerechtfertigt.

So gelangen wir denn zu dem der Ausscheidungstätigkeit der Verdauungsdrüsen zugrunde liegenden, allgemeinen Gesetz: Die Sekretionstätigkeit ist eine Folge der Ungerinnbarkeit des Blutes und der Erweiterung der Blutgefäße.

Literatur.

1) L. Popielski: Erscheinungen bei direkter Einführung von chemischen Körpern in die Blutbahn. Zentralblatt für Physiologie, Bd. XXIV, Nr. 24.

2) L. Popielski: Über die physiologischen und chemischen Eigenschaften des Pepton Witte. Pflüger's Archiv, Bd. 126 (1909), S. 483.

3) L. Popielski: Über die physiologische Wirkung von Extrakten. Pflüger's Archiv, Bd. 128 (1909), S. 191.

4) L. Popielski: Über die Eigenschaft des Harnes, den Blutdruck herabzusetzen. Zentralblatt für Physiologie, Bd. XXIV, Nr. 15.

5) F. Czubalski: Über den Einfluß von Kurare auf die Verdauungsdrüsen und die Gerinnungsfähigkeit des Blutes. Pflüger's Archiv, Bd. 133 (1910), S. 225.

6) J. Studziński: Über die giftigen Eigenschaften des Blutes. Zentralblatt für Physiologie, Bd. XXIII, H. 22.

7) G. Modrakowski: Über die Grunderscheinungen des anaphylaktischen Shocks. Archiv f. exper. Pathol. u. Pharmakol. B. 69, S. 67—78.

Przyczynek do embryologii pająków. — Ein Beitrag zur Keimblätterbildung der Araneinen.

Mémoire

de M. **BENEDYKT FULIŃSKI,**

présenté par M. J. Nussbaum m. c. dans la séance du 1 Juillet 1912.

(Planche XXXVIII).

Die Embryologie der Arachnoiden ist schon mehrere Male Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen; besondere Berücksichtigung verdienen die Arbeiten der letzten Zeiten, und zwar die von Schimkewitsch (11, 12), Kautsch (5, 6), Montgomery (7) und Hamburger (2). Die Resultate dieser Arbeiten weichen jedoch so sehr voneinander ab, daß eine von neuem vorgenommene Nachuntersuchung gewiß von großem Interesse wäre. Daß wir eine genauere Kenntnis der Embryologie der Arachnoiden bis jetzt noch nicht gewonnen haben, liegt in der Natur der Eier, die beim Studium manche Schwierigkeiten infolge ihres Dotterreichtums darbieten.

Zum Studiumobjekt wählte ich *Agelena labyrinthica* Clerck und *Xysticus cristatus* Clerck. Die Entwicklungsgeschichte der ersteren Form wurde sehr ausführlich im J. 1909 von Kautsch (5) dargestellt, die der letzteren, insofern mir die embryologische Literatur bekannt ist, wurde noch von niemand bearbeitet. Im vorliegenden Studium befasse ich mich nur mit der Keimblätterbildung. In der Erläuterung der sich abspielenden Embryonalprozesse bin ich zu Ergebnissen gelangt, die von den von Kautsch in seiner vorzüglichen Arbeit dargestellten in manchen Punkten abweichen. Was die Angaben der übrigen Autoren anbelangt, so mache ich den Versuch, die verschiedenen Resultate einem Typus, der in der Entwicklungsgeschichte der Tracheaten vorzuherrschen scheint, unterzuordnen.

Das gesammelte Material wurde in verschiedener Weise konserviert. Mit gutem Erfolg wandte ich die Perényi'sche und Carnoy'sche Flüssigkeit an; außerdem fixierte ich die Eier in einem Gemisch von Sublimat und 3%-igem *Acidum nitricum* und in Pikrin-Essigsäure. Die Perényi'sche und die Carnoy'sche Flüssigkeit erwiesen sich am geeignetsten. Um mich über die Lage des Keimstreifens am Ei zu orientieren, färbte ich die Eier aus dem Entwässerungsalkohol in einer 0·5%-igen wässerigen Thioninlösung während 24 Stunden und differenzierte sie dann in 96%-igem Alkohol. Die Entfärbung dauerte 1 bis 2 oder sogar 3 Tage, bis der Dotter vollkommen ungefärbt und der Keimstreif blau tingiert erschien. Zur Färbung wurde aber auch Boraxkarmin und Parakarmin verwendet. Am zweckmäßigsten erwies sich die Thioninfärbung. Vor der Konservierung wurden die Eier mit einer feinen Nadel angestochen. In Carnoy'scher Flüssigkeit platzen die Eihüllen meist von selbst. Beim Konservieren schrumpfen manche Eier stark zusammen; es entstehen öfters auf ihrer Oberfläche größere oder kleinere Extraovate. Da mir aber ein sehr reiches Material zur Verfügung stand, konnte ich trotzdem eine große Menge von Eiern erhalten. die durch die Behandlung nicht gelitten hatten.

Die Gestalt der Eier ist kugelig. Sie sind von einer dünnen strukturlosen Hülle umgeben. Unter der Hülle (Chorion) befindet sich eine zweite, „*membrana vittellina*“ (Dotterhaut).

Was die Entwicklung des Blastoderms anbelangt, habe ich nichts Neues zu bemerken. Der Vorgang wurde von den früheren Beobachtern sehr ausführlich beschrieben. Auf der Eioberfläche erscheinen zunächst einzelne, weiße, sternförmige Zellen, die sich sehr rasch vermehren und bald die ganze Oberfläche mit einem Netz überziehen. Während der Zellvermehrung tritt bald eine Differenzierung im Bau des Blastoderms auf. die durch den schnelleren Verlauf der Zellteilungen an der künftigen Ventralseite des Eies bewirkt wird. Dadurch entsteht in der genannten Eiregion ein Zellenbezirk, der uns die Keimplatte, die Anlage des künftigen Keimstreifens andeutet. Schon in diesem Stadium kann man die Einwanderung der von dem Blastoderm stammenden Zellen in den Dotter beobachten. Diesen Vorgang haben auch andere bei Arachnoiden bemerkt; er findet seinen Ausdruck in den radial gestellten, d. h. gegen das Innere des Dotters gerichteten Teilungsspindeln der Blastoderm-

zellen. Auch die Vermehrung der Blastodermzellen durch schräg gegen die Eioberfläche orientierte Kernspindeln verursacht das Eindringen der dem Innern zugewandten Zellen in den Dotter, was auch Heymons (3) richtig bei *Scolopendra* hervorhebt: „wenn auch in der Regel die Spindeln der sich teilenden Blastodermkerne tangential gelagert sind, so daß demnach zwei neue oberflächlich gelagerte Blastodermzellen resultieren, so kommt es doch gelegentlich auch vor, daß die Spindeln schief orientiert sind. Nach der Durchschnürung verbleibt dann im letzteren Falle nur eine Zelle oberflächlich, während ihre Schwesterzelle in den Dotter hineinrückt. Mit anderen Worten durch schiefe Teilung der oberflächlichen Blastodermzellen oder auch durch Ablösung einzelner, oberflächlich gelegener Zellen in toto findet eine Einwanderung von Zellen in den Dotter statt".

Die raschere Vermehrung der Blastodermzellen an der Ventralseite des Eies führt, wie schon oben gesagt wurde, zur Bildung der Keimscheibe, die später die Gestalt eines dreieckigen, schon am lebenden Ei erkennbaren Fleckes annimmt. An konservierten und mit Thionin gefärbten Eiern hebt sich die genannte Stelle als birnförmiges Gebilde sehr deutlich von dem angrenzenden Blastoderm ab. Dieser Vorgang ermöglicht schon eine bestimmte Orientierung des Eies.

Die Keimscheibe stellt eine Anhäufung von Embryonalzellen dar, die dadurch zustande gekommen ist, daß die Furchungszellen in größerer Zahl an die Oberfläche gelangen und sich dort lebhafter zu teilen beginnen. Das Blastoderm wird an der betreffenden Stelle bald mehrschichtig; man kann daselbst zahlreiche Mitosen beobachten. Die Keimscheibe nimmt in diesem Stadium fast die ganze Hemisphäre des Eies ein. Ihr vorderer Teil ist breiter und geht allmählich in die Blastodermschicht über, der hintere Teil ist schmaler und bleibt scharf gegen das Blastoderm abgegrenzt.

Wollen wir diese Entwicklungsperiode, die man für die Bildung der Keimblätter als kritisch bezeichnen muß, auf Schnittserien verfolgen. Das früheste Stadium der Keimscheibe erscheint uns als eine aus großen Blastodermzellen aufgebaute Verdickung, wo sich bald manche Vorgänge abspielen, die zur Bildung der Keimblätteranlagen führen. Bei *Agelena* kann man in diesem Stadium bemerken, daß die Verdickung des Blastoderms im Umfange der Keimscheibe nicht in gleichmäßiger Weise erfolgt, sondern sich die

Blastodermzellen an zwei Stellen viel rascher teilen und sich dichter aneinander als in den übrigen Partien der Keimscheibe lagern. Auf diese Weise bilden sich zwei Anhäufungen von Zellen, eine vordere und eine hintere; die vordere ist breiter und länger, die hintere charakterisiert sich durch ihre Tiefenausdehnung.

Der Blastodermzellenstrang zwischen beiden Embryonalanlagen produziert auch einzelne Zellenelemente, die spärlich zerstreut unter dem Blastoderm zu liegen kommen und auf diese Weise eine zellige Verbindung der beschriebenen Zellenanhäufungen bilden. Durch diesen Vorgang ist auch die bilaterale Symmetrie des Embryos geschaffen. Das spitze Ende der Keimscheibe kennzeichnet nämlich das hinterste Ende, der breitere, basale Teil der Keimscheibe das vordere Ende des Embryos.

Die beschriebenen Verhältnisse illustriert Fig. 11. Wir haben hier einen Sagittalschnitt durch den Embryo aus dem Stadium, wo die erwähnten Zellenanhäufungen hervortreten.

Unmittelbar unterhalb der Verdickungen werden die großen Dotterballen aufgelöst; die Dottersubstanz wird daselbst in eine breiartige Masse verwandelt. Dieser Umstand begünstigt das Eindringen der Zellen von seiten der Keimscheibe in den Dotter. An Präparaten kann man bemerken, wie sich von der Keimscheibe einzelne Zellen loslösen und in den peripheren Teil der Dotters eindringen. Die histologische Beschaffenheit dieser Zellen ist sehr interessant. Der Plasmakörper ohne scharfe Umgrenzung gewinnt durch Auftreten von kleinen Vakuolen ein blasiges Aussehen; der Kern zeigt oft eine unregelmäßige zackige Form. Die Bildung dieser Zellen bleibt in diesem Stadium nicht auf die Keimstelle beschränkt, sondern sie werden auch im Umkreise des Blastoderms abgespalten.

Während der weiteren Entwicklung nimmt die vordere Anhäufung stark an Umfang zu. Die Stelle, an welcher der Einwucherungsvorgang stattfindet, ist aus großen, fortwährend in Teilung begriffenen Zellen aufgebaut. Die Teilung der oberflächlichen Zellen ist so lebhaft, daß sie sehr gedrängt nebeneinander zu liegen kommen. Einzelne Zellen lösen sich von der Anhäufung ab und dringen in den Dotter ein. Die geschilderten Verhältnisse illustriert Fig. 9, die einen Sagittalschnitt durch die vordere Region des Embryos darstellt.

Auch die hintere Anhäufung ist durch dicht gedrängte, mehr

oder weniger konzentrisch angeordnete Zellen gebildet. Ebenfalls in dieser hinteren Anhäufung kann man zahlreiche Mitosen bemerken. Auf diese Weise wird das gesamte Material der erwähnten Zellenansammlung vergrößert. Fig. 10 gibt die Illustration der beschriebenen Vorgänge.

Der Bezirk zwischen beiden Anhäufungen erhält auch Zellenelemente, die zwar daselbst spärlich vorhanden sind, die Art ihrer Entstehung und ihre Beschaffenheit aber beweist uns, daß sie ein mit den oben erwähnten Zellenanhäufungen einheitliches Gebilde bilden. Fig. 1 stellt uns die mittlere Region des Keimstreifens dar; wir sehen, wie sich von dem oberflächlichen Blastoderm einzelne Zellen loslösen und zerstreut zu liegen kommen.

Fig. 4 veranschaulicht uns die Prozesse, die sich in einem etwas späteren Stadium abspielen. Die vordere Anhäufung ist breiter und länger geworden; sie erstreckt sich fast über $^1/_3$ Teil der Eioberfläche; die hintere Anhäufung behält noch ihren spezifischen Charakter — die Keilform — bei, die mit ihrem spitzen Ende weit in den Dotter hineinragt. Zwischen beiden Anhäufungen befinden sich Zellen, die gruppenweise oder einzeln angeordnet sind und auf diese Weise die Proliferationsherde zu vereinigen scheinen.

Was die Zeit der Entwicklung der beiden Anhäufungen anbelangt, konnte ich mich auf Grund meiner Beobachtungen überzeugen, daß sie sich zu derselben Zeit anlegen. In jungen Stadien erstreckt sich die vordere Anhäufung ungefähr über die ganze Hemisphäre des Eies, während die hintere nur an der Basis der vorderen angelegt ist. Dieser Umstand hatte zu manchen irrtümlichen Betrachtungen geführt, da man meinte, daß der sogenannte zweite Cumulus (meine hintere Anhäufung) sich von dem ersteren abschnüre und erst später differenziere. Indessen entwickelt sich die Anlage der hinteren Anhäufung ganz unabhängig von der vorderen. In den jüngsten Stadien treten die beiden Anhäufungen sehr nahe nebeneinander hervor. Während der weiteren Entwicklungsphasen vergrößert sich ihre gegenseitige Entfernung, und auf diese Weise rücken beide Anhäufungen auseinander den entgegengesetzten Polen zu. In dem beschriebenen Stadium sind also die Keimblätteranlagen deutlich ausgeprägt.

Das gesamte Material in den beiden Einwucherungsbezirken, wie auch die spärlich unter dem Blastoderm vorkommenden Zellenelemente, durch welche

die Anhäufungen verbunden bleiben, stellen uns das primäre Entoderm dar.

Meine Beobachtungen über die jüngsten Entwicklungsstadien von *Agelena* stimmen nicht mit den Beobachtungen von Kautsch überein. Kautsch bemerkte in sehr jungen Stadien von *Agelena* einen kleinen weißen Fleck, der sich allmählich vergrößert und den er 1. Cumulus nannte. Dieser entspricht meiner vorderen Entodermanlage. Bald aber bemerkte er an dem Fleck eine Ausbuchtung, die zur Bildung eines zweiten kleineren Fleckes führte. Er bezeichnet ihn als 2. Cumulus, der meiner hinteren Entodermanlage gleichwertig ist. „Bald aber löst sich — nach Kautsch — der 2. Cumulus von dem ersteren Fleck los, wandert unter der Oberfläche entlang bis zum Äquator des Eies und verschwindet früher oder später“.

Die diesbezüglichen Angaben von Kautsch kann ich nicht bestätigen. In folgenden drei Punkten nämlich gelangte ich zu einer anderen Meinung.

1) Kautsch behauptet, daß der zweite Cumulus sich aus dem ersten entwickelt, nach meinen Beobachtungen dagegen legt sich die hintere Anhäufung zwar der vorderen sehr nahe, aber ganz unabhängig an.

2) Kautsch beobachtete das Verschwinden des zweiten Cumulus und schrieb ihm fast keine Rolle bei der Entwicklung des Embryos zu. Meine Beobachtungen indessen gestatten mir, die hintere Zellenanhäufung als das Material der embryonalen Gewebe zu deuten, und ich betrachte den zweiten Cumulus als Proliferationsfeld für die hintere Entodermanlage.

3) Die Lage der beiden Cumuli steht nach Kautsch in keiner Beziehung zur Längsachse des Embryos. Um sich davon zu überzeugen, stellte er folgende Untersuchung an. In einem gewissen Stadium, nachdem sich der zweite Cumulus vom ersten abgezweigt hatte, orientierte er die Eier in gleicher Weise, so daß die Verbindungslinie der Cumuli bei allen parallel lief. Nach einigen Tagen aber konnte er sich überzeugen, daß die Längsachse der Embryonen keine Beziehung zur Verbindungslinie der Cumuli zeigte, denn die Segmente wurden an den Eiern ganz verschieden angelegt. Die Experimente von Kautsch und die Interpretation der sich abspielenden Vorgänge sind für mich nicht ganz überzeugend. Das Ei von *Agelena* ist ganz kugelig und der junge Keim-

streif kann an der Oberfläche des Eies manche Verschiebung erfahren. Die Verschiebungen begünstigt der flüssige Dotter, der den Inhalt des Eies bildet. Sogar in diesem Fall, wo ein Ei eine langgestreckte Form hat, kommt öfters der angelegte Keimstreif längs der Querachse des Eies zu liegen und geht erst in späteren Stadien in die Richtung der Hauptachse über. Einen solchen Vorgang habe ich bei *Agelastica alni* und *Blatta germanica* beobachtet. Auf diese Weise konnte Kautsch in verschiedener Richtung orientierte Embryonen bekommen, obwohl er die Eier mit beiden Cumuli in einer gewissen Richtung angeordnet hatte. Seine Experimente können mich nicht überzeugen. Ich nehme diese Verbindungslinie als Medianlinie des Keimstreifs an.

Man muß hervorheben, daß die Beobachtungen von Kautsch in anderer Hinsicht sehr richtig und lehrreich sind, jedoch in der Interpretation der sich abspielenden Vorgänge ist er zu Ergebnissen gelangt, die mit den bisherigen allgemeinen Anschauungen nicht übereinstimmen. Er leugnet nämlich überhaupt die Existenz des Entoderms bei den Arachnoiden. „Ich möchte hervorheben — so sagt Kautsch — daß sich die Persistenz einer vorderen, diffusen Entodermanlage bei *Agelena* ebensowenig nachweisen läßt, wie eine hintere Entodermanlage“. „In vergleichend entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht besitzt der Begriff des Entoderms bei den Arachnoiden kaum noch eine Bedeutung“. „Als allgemeines Resultat muß betont werden, daß sich der Begriff „Entoderm“ hier nicht aufrecht erhalten läßt. Von den des Darmkanals entsteht im Abdomen zuerst die Rektalblasenanlage. Im frühesten Stadium bildet sie eine Platte von wenigen Zellen... diese Zellen lassen sich nicht als entodermale Anlage bis ins Stadium der Keimblätterbildung zurückverfolgen, ebenso ist eine histologische Unterscheidung zwischen ihnen und den übrigen Dotterzellen unmöglich“.

Ich habe einige Stellen aus der Arbeit Kautsch's zitiert, um nachzuweisen, wie weit seine Anschauungen sich von den bisher herrschenden entfernen. Nach Kautsch soll das ganze Tier nur aus dem Mesoderm und Ektoderm aufgebaut sein.

In späteren Entwicklungsstadien differenziert sich das gesamte Material des primären Entoderms in zwei seitliche Partien, die Cölomsäcke bilden, und in einen mittleren Teil, der an der Oberfläche des Dotters zu liegen kommt. Auf diese Weise kommt es zur

Differenzierung des Mesoderms und des sekundären Entoderms. Man kann aber in den das sekundäre Entoderm bildenden Elementen manche Verschiedenheiten beobachten. Zwischen den saftigen Zellen, die dicht dem Dotter anliegen, finden sich Zellenelemente, die sich durch Größe ihres Plasmakörpers von den anderen scharf unterscheiden. Ihre Beschaffenheit erinnert sehr an die der Entodermzellen bei der Entwicklung von *Astacus*, aus denen sich später die Leberschläuche entwickeln. Ich bin weit davon entfernt, diese großen Entodermzellen den Leberzellen der Crustaceen gleichzustellen — ich habe dafür keinen Beweis, — doch ihre ziemlich kurze Existenz in dem Entwicklungsleben der *Agelena* muß manche Gedanken erwecken, die eine allgemeine Bedeutung hätten. Während der späteren Entwicklungsstadien nimmt ihre Zahl ab, dabei aber vermehrt sich allmählich die Zahl der kleineren Entodermzellen, die den definitiven Mitteldarmschlauch bilden. Die Rolle der großen Entodermzellen besteht in der Verarbeitung des Dotters. Mit dem allmählichen Verschwinden der Dottersubstanz gehen sie langsam zugrunde. In der Entwicklung der *Agelena* treten sie ziemlich früh auf; man kann sie schon in einem Stadium auffinden, in welchem das primäre Entoderm deutlich ausgeprägt ist. In noch späteren Stadien kommen sie in den mittleren Entodermzellenstrang zu liegen und unterscheiden sich sehr deutlich durch ihre Größe von den kleineren Entodermzellen. Die geschilderten Verhältnisse stellt uns Fig. 8 dar.

Das sekundäre Entoderm, welches durch die kleineren Zellen repräsentiert wird, tritt in späteren Stadien in der vorderen und in der mittleren Region des Keimstreifens diffus und nur in der hinteren Region etwas angehäuft hervor. Dies wird durch den Umstand verursacht, daß im hinteren Teil des Keimstreifs das Proliferationsfeld in seiner Zellenproduktion etwas später erschöpft wird als in dem vorderen Abschnitt des Keimstreifens.

Ich verzichte auf die Schilderung der späteren Entwicklungsvorgänge, denn diese wurden sehr ausführlich von Kautsch und von den anderen Autoren bei anderen Arachnoidenarten beschrieben; es stehen auch die späteren Entwicklungsstadien in keinem innigen Zusammenhang mit der Keimblätterbildung.

Etwas anders sind die Verhältnisse bei *Xysticus*. In jungen Stadien kann man an der späteren Ventralseite des Eies eine

Blastodermverdickung bemerken. Durch die rasche Zellenvermehrung wird diese Stelle bald mehrschichtig und stellt uns die jüngste Keimscheibe dar; sie nimmt fast die ganze Hemisphäre des Eies ein. Ihre Gestalt ist so wie bei *Agelena* dreieckig; der basale Teil, der breiter ist, bildet den vorderen Abschnitt, das spitze Ende den hinteren Abschnitt des Keimstreifs. Im Bereiche der Keimscheibe kann man sehr deutlich zwei Proliferationsherde bemerken, einen vorderen und einen hinteren, die aber voneinander nicht so weit verschoben sind, wie wir es bei *Agelena* sahen.

Die angegebenen Figuren können uns diese Verhältnisse am besten illustrieren. In Fig. 3 haben wir einen Sagittalschnitt durch den Embryo im Stadium, in welchem die Embryonalschichten angelegt werden. Die vordere Anhäufung tritt in ihrem hinteren Teile als mehrschichtiges Gebilde hervor und geht in die Blastodermschicht über; im Blastoderm kann man die radial gerichteten Kernspindeln bemerken, was uns davon überzeugt, daß auch hier die Zellenelemente in der radialen Richtung produziert werden. Die hintere Zellenanhäufung tritt sehr deutlich hervor. Sie ist mehrschichtig und ihr Zellenmaterial ist viel größer als das der vorderen Anhäufung. Man kann auch beobachten, wie sich manche Zellen von der Anhäufung loslösen und in den Dotter eindringen.

In Fig. 7 habe ich einen Querschnitt durch die hintere Zellenanhäufung dargestellt. Diese erscheint wie ein aus vielen Zellen aufgebauter Keil. Die Zellenelemente liegen hier dicht nebeneinander und die ganze Anhäufung dringt tief in den Dotter hinein. Manche von ihnen weisen einen vakuolisierten Bau auf, was uns vermuten läßt, daß sie gewissermaßen an der Verarbeitung des Dotters teilnehmen.

Fig. 2 stellt uns einen Querschnitt durch den vorderen Teil des Keimstreifs dar. Man findet auch in dieser Region eine Zellenanhäufung, die nicht so groß ist und nicht so tief in den Dotter eindringt wie die hintere, jedoch sehr deutlich an der Oberfläche des Eies hervortritt.

Ein Querschnitt durch den vordersten Teil des Keimstreifens ist in Fig. 5 dargestellt. Wir sehen, wie weit sich die erwähnte Region des Keimstreifs an der Oberfläche des Eies erstreckt. Die Keimscheibe ist hier mehrschichtig. Wir treffen hier zahlreiche Teilungen der Zellen, was uns davon überzeugt, daß auch hier im vor-

dersten Teile des Keimstreifs die Bildung des primären Entoderms stattfindet.

In späteren Stadien spielen sich die Entwicklungsvorgänge ganz ähnlich wie bei *Agelena* ab. Ich gebe nur einen Querschnitt des Embryos in dem Stadium, wo schon die Cölomsäcke ausgebildet sind (Fig. 6), um zu veranschaulichen, daß sich zwischen den Mesodermsäckchen längs des Keimstreifens ein Zellenstrang zieht, der aus zweierlei Zellenelementen aufgebaut ist — aus großen und kleineren Zellen — und das Material des Mitteldarmepithels bildet.

Wie wir sehen, spielen sich Entwicklungsvorgänge bei *Xysticus* ganz ähnlich wie bei *Agelena* ab. Wie dort, so treten auch hier in einem gewissen Stadium zwei Proliferationsherde, ein vorderer und ein hinterer auf, die zur Keimblätterbildung führen. Die beschriebenen Zellenanhäufungen bilden das Material für das primäre Entoderm.

Vergleiche ich nun meine Ergebnisse mit denen anderer Autoren, die sich mit der Embryologie der Arachnoiden beschäftigten, so gelange ich zu der Überzeugung, daß der Unterschied nicht in den beobachteten Entwicklungsbildern, sondern in der Interpretation derselben hervortritt.

Balfour (14) war der erste, der sich mit der Embryologie der *Agelena labyrinthica* beschäftigt hat. Nach Balfour besteht die erste Differenzierung des Blastoderms darin, daß die Zellen der einen Halbkugel mehr säulenförmig werden als die der anderen. Nahe dem einen Ende der verdickten Halbkugel bemerkte Balfour ein kleines Gebiet von Zellen, das er als Primitivhügel bezeichnete. Im nächsten Stadium kommt ein zweiter eigentümlicher Bezirk zum Vorschein, „welcher anfänglich durch einen weißlichen Streifen mit dem Hügel zusammenhängt und in welchem das Blastoderm gleichfalls mehr als eine Zellenschicht zeigt“. In späteren Stadien ist „der Primitivhügel immer noch in Gestalt einer schwachen, bei der Ansicht von der Fläche am Schwanzlappen wahrnehmbaren Vorragung vorhanden, der andere verdickte Fleck persistiert als Scheitellappen“. Die Dotterzellen betrachtet Balfour als Homologon des Hypoblasts (Entoderms). Das Mesoblast setzt sich aus kleinen Zellen zusammen, außerdem kann man aber im Mesoblast noch mehrere große Zellen bemerken, „die im Begriff sind, aus dem Dotter in jene überzugehen“.

Nach meiner Meinung sind diese Elemente ohne Zweifel große Entodermzellen, die im Stadium der Entodermdifferenzierung sehr deutlich hervortreten. Balfour leitet aus dem Dotter nicht nur das Hypoblast her, sondern merkwürdigerweise auch das splanchnische Blatt des Mesoderms. Er sagt: „Die innere (splanchnische) Schicht ist dünn und stammt hauptsächlich, wenn nicht gar ausschließlich (bei *Agelena*) von Zellen ab, welche im Dotter entstehen". Das Schicksal des Hypoblasts war Balfour nicht genügend bekannt, er hatte aber das Hervortreten zweier Embryonalbezirke (Primitivhügel und vorderer weißer Fleck) festgestellt, wie auch die Zellenelemente, die er zwar als mesodermale Elemente deutete, die jedoch, wie wir früher gesehen haben, ihrem Ursprung nach dem primären Entoderm angehören.

Die Abbildungen von Kautsch, die die frühesten Entwicklungsstadien von *Agelena* veranschaulichen, nämlich Fig. 30 und 31, unterscheiden sich nicht von den meinigen. Kautsch selbst zeichnet zwei Proliferationsherde (die meiner Meinung nach für die Entwicklung der Arachnoiden so charakteristisch sind), die das Material für das primäre Entoderm wie auch den diffusen Entodermzellenstrang zwischen den beiden Anhäufungen liefern. Auf Fig. 32 der Kautsch'schen Arbeit können wir sogar bemerken, wie sich einzelne Entodermzellen loslösen, um den größeren Teil der Dotteroberfläche zu umgeben und auf diese Weise das Nahrungsmaterial für die embryonalen Gewebe zu schaffen.

Kautsch leugnet aber, wie erwähnt, überhaupt die Existenz des Entoderms bei den Araneiden und behauptet, ganz ähnlich wie Heymons (3), daß das ganze Tier sich aus dem Ektoderm und Mesoderm entwickelt. Das gesamte Material in der vorderen und der hinteren Anhäufung deutet er als Mesoderm; hier tritt der prinzipielle Unterschied zwischen meinen Schlüssen und denen von Kautsch hervor.

Von den Arbeiten anderer Autoren müssen an erster Stelle die von Schimkewitsch (11) berücksichtigt werden, vor allem das Studium über die Entwicklungsgeschichte von *Thelyphonus caudatus* L. Schimkewitsch unterscheidet im Stadium der Keimblätterbildung bei *Thelyphonus* drei Phasen:

A) Der Keim besteht aus einem hinteren kleinen Fleck mit einem Hügel (*Cumulus primitivus*) und aus einem vorderen, großen Fleck.

B) Beide Keimflecke sind längs der Mittellinie verschmolzen der Hügel aber ist noch bemerkbar.

C) Beide Keimflecke sind miteinander verschmolzen, und der Hügel flacht sich ab.

Beide Flecke sind aus einer oberen Schicht, die aus zylindrischen Zellen des Ektoderms besteht, und einer darunter liegenden inneren Schicht aufgebaut. Die übrige Oberfläche des Eis ist mit flachen „Vitellocyten" bedeckt. Die Gestalt des Fleckes ist, wie er auf Grund von Schnitten vermuten konnte, eine länglich ovale, bisweilen sogar eine unregelmäßige. *Cumulus primitivus* hat die Gestalt eines Hügelchens; er besteht aus einer oberen Schicht zylindrischer Zellen und einer darunter liegenden Zellenanhäufung. Die Zellenelemente dieser Anhäufung sind rund oder unregelmäßig gestaltet. Die oberflächlichen Zellen des vorderen Fleckes unterliegen einer energischen Vermehrung. Auf dem hinteren Abschnitte des Fleckes konnte Schimkewitsch eine Vertiefung in der Gestalt eines flachen Grübchens beobachten. Dieses Grübchen soll nach Schimkewitsch die gastrale Vertiefung repräsentieren und der darunter liegende Zellenhaufen die Anlage des inneren Blattes oder des Mesoentoderms. Im vorderen Abschnitt des Keimfleckes bemerkte Schimkewitsch ebenfalls eine Schicht des inneren Blattes. Unterhalb des Ektoderms treten kleine Zellenelemente hervor, die er als Zellen des künftigen Mesoderms betrachtet. Näher dem Dotter traf er auch spärlich auftretende, größere, runde oder unregelmäßig gestaltete Zellen mit großen runden Kernen. Nach Schimkewitsch sollen diese Zellen Entodermzellen sein. Manche von ihnen versinken in den Dotter und nehmen Dotterpartikelchen auf. „Übrigens — hebt Schimkewitsch hervor — scheint der Prozeß der Ernährung auf Kosten des Dotters in den Anfangsstadien bei allen Zellen des inneren Blattes die Regel zu bilden, und es sind überhaupt die Zellen des Meso- und Entoderms nicht nur in diesem Stadium, sondern auch in späteren Stadien nicht immer mit Deutlichkeit voneinander zu unterscheiden".

In einem späteren Stadium verschwindet so der Cumulus, wie auch das gastrale Grübchen. Im Bereiche des Grübchens aber bleibt die obere Schicht noch immer aus runden, indifferenten Zellen aufgebaut.

In seiner Arbeit suchte Schimkewitsch zwei Fragen zu beantworten:

1) ob die Zellen des inneren Blattes allein auf Kosten der in der gastralen Einsenkung liegenden, indifferenten Elemente entstehen, oder ob auch die oberflächlichen Zellen des Keimfleckes sich in das Innere versenken und die Zellen des inneren Blattes entstehen lassen;

2) ob die Dotterzellen nur auf Kosten der Vitellocyten entstehen, oder ob die Entstehung jener Zellen auch aus den Zellen der indifferenten Glastralanlage erfolgen kann.

Schimkewitsch bemerkt, daß der erstere dieser Prozesse möglich ist. Die Möglichkeit einer Entstehung der Dotterzellen auf Kosten der Mesoentodermanlage sah er darin, daß die Dotterkerne in der Nähe dieser Anlage zahlreicher auftreten als in den übrigen Teilen des Eies.

Wie wir aus dieser Darstellung sehen, treten bei *Thelyphonus* ähnliche Vorgänge wie bei *Agelena* und *Xysticus* auf, denn die beiden Flecken die Schimkewitsch in sehr jungen Stadien bemerkte, entsprechen vollkommen meiner hinteren und vorderen Anlage. Im Bereiche der erwähnten Bezirke findet energische Zellenwucherung statt, die das „Mesoentoderm“ (primäres Entoderm) liefern. Auch in anderer Hinsicht — Entwicklung der großen Entodermzellen, Teilnehmen dieser Zellen an der Verarbeitung des Dotters — sind meine Beobachtungen denen von Schimkewitsch ganz ähnlich.

Bei *Agroeca* tritt nach Schimkewitsch (11) der Keim zuerst in der Gestalt eines runden, ovalen oder ganz unregelmäßig geformten Gebildes auf, das Schimkewitsch *Cumulus primitivus* nennt. Bald aber erscheint vor dem *Cumulus* der vordere Fleck. Während der weiteren Entwicklung vereinigen sich beide Anlagen miteinander. Der *Cumulus* ist scharf ausgeprägt, der vordere Fleck hat dagegen undeutlich abgegrenzte Ränder. Der *Cumulus* ist nach Schimkewitsch die erste Anlage des Mesoentoderms; auch unter dem vorderen Fleck traf er die Zellen, die er als Elemente des inneren Blattes betrachtet. Die Anhäufung von Mesoentodermzellen besteht bei *Agroeca* im hinteren Abschnitt des Embryos noch in dem Stadium, in welchem das Mesoderm des Embryos schon in Segmente zerfällt. „Im allerhintersten Abschnitt sind diese Zellen schwer von den Ektodermzellen zu unterscheiden, sie teilen sich daselbst lebhaft und gesellen sich zu den Elementen des Mesoderms. Nach vorne aber nehmen sie einen etwas anderen Charakter an.

Sie stellen ziemlich große Elemente mit großen Kernen dar und sind gruppenweise angeordnet". In späteren Stadien treten die Entodermzellen zwischen den Mesodermplatten der rechten und der linken Seite auf. Sie weisen überhaupt eine Ähnlichkeit mit den Mesodermzellen auf. Im Schwanzlappen ist die mittlere entodermale Anlage mit den seitlichen mesodermalen noch vereinigt, was dafür spricht, daß diese Stelle als Bezirk indifferenter Zellen zu betrachten ist, deren Aufgabe es ist, das Material für die beiden Keimblätter zu liefern. Was die vordere Entodermanlage anbelangt, so tritt sie bei *Agroeca* in jungen Stadien in Form einzelner Zellhaufen auf. In späteren Stadien kann man sie schon auf der Peripherie des Dotters beobachten. Sie bilden dort Gruppen von wenigen Zellen und zeigen keine besondere Anordnung. Sie unterscheiden sich von den Dotterzellen sehr deutlich, denn sie sind plasmareich und teilen sich karyokinetisch. Die Dotterzellen besitzen dagegen eine unregelmäßige Gestalt und eine grobkörnige Struktur.

Nach Schimkewitsch wird der Mitteldarm der Araneiden in späteren Stadien durch zwei Anlagen repräsentiert: 1) durch die kleinen, auf der Peripherie des Dotters zerstreuten Entodermzellen und 2) durch die Anlage im hinteren Abschnitte des Embryos.

Bei *Agroeca* also haben wir auch mit zwei Zellenanhäufungen zu tun, die das primäre Entoderm liefern. Zwar unterscheidet Schimkewitsch zwei selbständige Bezirke, einen im hinteren Teil der Keimstelle für die Bildung des Mesoentoderms und einen vorderen, für die wahrscheinliche Bildung des Mesoderms; nach meiner Meinung sind diese Bezirke vom morphologischen Standpunkte aus als gleichwertige Zonen aufzufassen. Die Tatsache, daß sich die beiden Proliferationsherde nicht zu derselben Zeit entwickeln, kann ihre morphogenetische Bedeutung nicht ändern, denn dasselbe treffen wir auch bei anderen Tiergruppen.

Bei *Phalangium cornutum* (= *Ph. opilio*) beobachtete Schimkewitsch (11) am Blastoderm die Entstehung eines kleinen Hügels, den er nach Analogie mit den Araneiden *Cumulus primitivus* nannte. Aus ihm wuchern einzelne Zellenelemente in den Dotter hinein. Bei *Phalangium* ist also der *Cumulus primitivus* nichts Anderes als die erste Anlage der inneren Keimblätter, d. h. das Mesoentoderm. „Aus dieser Anlage geben einerseits ein Teil der

Vitellophagen, anderseits die Zellen des Mesoentoderms hervor, deren zuvorderst liegende bereits einen rein mesodermalen Charakter haben. Der hintere, leicht vorragende Teil der Keimanlage bei Phalangida entspricht dem *Cumulus* der Araneiden, der vordere Teil, der durch zylindrisch gestaltete Zellen gekennzeichnet ist, dem vorderen Fleck am Ei der Araneiden. Bei den Phalangida ist dieser Fleck ab origine nicht abgeteilt, obgleich man immerhin den hinteren etwas erhabenen, dem *Cumulus* entsprechenden Teil des Keimes von dem vorderen, flachen, dem vorderen Fleck entsprechenden unterscheiden kann".

Auch hier unterscheidet Schimkewitsch eine diffuse Entodermanlage, die aus den an der Peripherie des Dotters zerstreut liegenden Zellen besteht, und eine hintere Entodermanlage: „dieselbe ist nur schwer von dem Mesoderm des Schwanzlappens zu unterscheiden. Im wesentlichen repräsentiert das innere Blatt des Schwanzlappens eine Anhäufung von undifferenziertem Mesoentoderm". In späteren Stadien liegen die Zellen der diffusen Entodermanlage gewöhnlich im Bereich der Cölomhöhlen, und zwar bald isoliert, bald gruppenweise an verschiedenen Stellen des Embryos.

Bei Phalangiiden also spielen sich die Vorgänge ganz ähnlich, wie bei den Araneiden ab. Die erste Anlage des Mesoentoderms erscheint in Gestalt zweier Verdickungen des Blastoderms: dem sich etwas über die Eioberfläche erhebenden *Cumulus* und dem vorderen Fleck. Die Zellenanhäufung in dem *Cumulus* und im vorderen Fleck entspricht demnach völlig jener undifferenzierten Ansammlung von Zellen, welche bei vielen anderen Arthropoden beobachtet wurde und welche die Grundlage für die weitere Ausbildung der beiden inneren Blätter bildet.

In ihrer Arbeit über die Entwicklungsgeschichte des *Ischnocolus* gelangten L. und W. Schimkewitsch (12) zu folgenden Resultaten. Die Embryonalanlage besteht in ihrem vorderen Teil aus locker, ohne bestimmte Ordnung liegenden Mesoentodermzellen, in ihrem hinteren Teil aus einem kompakteren Zellenhaufen. In späteren Stadien sind der *Cumulus* und die Keimanlage sehr deutlich entwickelt, bilden aber noch ein ganzes ungeteiltes Gebilde. Die Keimanlage wird größer als der *Cumulus* und besitzt unregelmäßige Konturen. Der *Cumulus* liegt dem hinteren Rande der Keimanlage an. Der Keim ist in diesem Stadium in Gestalt eines dreieckigen Plättchens ausgebildet, dessen breite Basis nach vorne, die schmale

Spitze nach hinten gerichtet ist. Der *Cumulus* ragt tief in den Dotter hinein. Die Bildung der Dotterzellen erfolgt auch im Bereiche des *Cumulus*, wie auch im Bereiche der Keimanlage. Die Keimanlage in ihrem hinteren Teile besteht aus mehreren Zellschichten, in ihrem vordersten Abschnitte nur aus zwei Schichten. Das Mesoentoderm ist nach Schimkewitsch im Bereiche des Cumulus wie auch an manchen Stellen der Keimanlage mehrschichtig. In diesem Stadium erfolgt auch die Differenzierung der Keimblätter; es werden nämlich einige Mesoentodermzellen heller und runden sich ab. Diese Zellen betrachten L. und W. Schimkewitsch als entodermale Elemente.

Auch bei *Ischnocolus* haben wir also mit zwei Zellenbezirken zu tun, die in der Keimblätterentwicklung die wichtigste Rolle spielen. Der *Cumulus* und die Keimanlage entsprechen gänzlich meinen hinteren und vorderen Proliferationsherden.

Sehr interessant sind die Beobachtungen von Clara Hamburger (2) über die Entwicklung von *Argyroneta aquatica*. Diese Forscherin bemerkte auch, daß das Blastoderm an zwei Stellen durch schnelle Zellenvermehrung sehr deutlich verdickt wurde. Diese Verdickungen verschmelzen miteinander und es entsteht auf diese Weise die erste Anlage des Keimstreifens. In diesem Stadium sondern sich auch die Keimblätter ab. Die äußerste Schicht stellt uns das Ektoderm dar, die darunter liegenden Zellen die erste Anlage des Mesoderms. Die innersten Zellen, die sich von der Anlage loslösen und teils den Dotter bedecken, teils in denselben einwandern, stellen uns die Entodermzellen dar.

Über die Entodermelemente äußert sich Hamburger in folgender Weise: „Am 10. Tage der Entwicklung treten die Entodermzellen an mehreren Stellen in engeren Verband miteinander und beginnen den Dotter mit einer einschichtigen Zellage zu umgeben. Sie zeichnen sich durch große Kerne mit weitmaschigem Chromatingerüst aus; einige von ihnen senden Ausläufer in den Dotter hinein; im allgemeinen sind sie flach spindelförmig“. Sehr wichtig sind die Angaben von Frl. Hamburger über die Entodermzellen in späteren Stadien. Im Stadium nämlich, in welchem sich schon das Stomodäum anlegt, bemerkte sie zwischen dem Ektoderm des Kaudallappens und den letzten Somiten eine Anzahl von Zellen. Diese Zellen entstammen dem inneren Keimblatt, d. h. sie gehören zu jenen Zellen, welche sich bei der Bildung der Keimblätter vom

unteren Keimblatte loslösen und auf der Peripherie des Dotters verteilen. In der vorderen Region des Keimstreifens treten diese Zellen einzeln oder höchstens zu zweien vereint auf.

Bei *Argyroneta* sind nun die Verdickungsbezirke am Blastoderm, wo die Bildungsstätte des Entoderms und Mesoderms ist, meinen hinteren und vorderen Proliferationsherden gleich zu setzen.

Bei *Theridion* kommt es nach Morin (8, 9) an der Oberfläche des Eies zu einer Blastodermverdickung, die der Keimscheibe oder Keimstelle der Autoren entspricht. Der Keimstreif nimmt bald eine dreieckige Form mit abgerundeten Winkeln an. Die Spitze des Dreieckes besteht aus hohen zylindrischen Zellen und stellt die Anlage des Abdomens dar. Sie entspricht demjenigen Teile der Blastodermverdickung, aus welcher sich das Mesoderm und das Entoderm trennen. Morin bezeichnete sie als Hinterlappen. Den übrigen Teil des Dreieckes, die Basis, die aus etwas weniger hohen Zellen gebildet ist und die die Anlage des Cephalothorax darstellt. benannte Morin Vorderlappen.

Auch bei *Theridion* treten — wie wir sehen — in einem gewissen Stadium zwei Zellenbezirke auf, die die Grundlage für die Keimblätterbildung bilden.

Sehr lehrreich waren für mich die Beobachtungen Morin's über die Entwicklung von *Pholcus*. Bei dieser Form bemerkte Morin, daß der *Cumulus*, der als birnartiger Anhang ausgebildet ist, aus einem Klumpen von Mesodermzellen besteht, welche sich von der gesamten Masse des Mesoderms abtrennen. Anfangs mit der Hauptmasse des Mesoderms verbunden, sondert sich später der *Cumulus* von ihm gänzlich ab und rückt von der Blastodermverdickung immer weiter gegen die Rückenfläche vor. In späteren Stadien, in denen die Körpersegmente und ihre Anhänge schon angelegt sind, verlagern sich die den *Cumulus* bildenden Mesodermzellen zwischen das Ektoderm und den Dotter.

Morin deutet die Zellen, die an jungen Stadien die Keimstelle bilden, auf folgende Weise: „Der Embryo besteht aus dreierlei Zellen, die äußere, das ganze Ei umziehende Zellenschicht stellt das Ektoderm, die unmittelbar unter derselben liegenden Zellen das Mesoderm, die weiter in den Dotter eingedrungenen Zellen das Entoderm dar". Der Sagittalschnitt durch den Keimstreif von *Pholcus*, den Morin in seiner Fig. 4 Tafel III darstellt, entspricht gänzlich dem Sagittalschnitte von *Xysticus*. Wir haben hier ganz ähnliche

Entwicklungsvorgänge, die zur Entodermbildung führen. Man kann sogar auf der Abbildung Morin's eine Linie führen, durch die die vordere Zellenanhäufung von der hinteren scharf abgegrenzt wird. Während der weiteren Entwicklung rücken die erwähnten Zellenanhäufungen zu den entgegengesetzten Polen des Eies und differenzieren sich allmählich in das Mesoderm und sekundäres Entoderm. Am hintersten Ende des Keimstreifs bleibt aber noch in späteren Stadien der hintere Proliferationsherd bestehen, der — meiner Meinung nach — nicht die Mesodermzellen, sondern die Entodermzellen liefert. Man kann nur auf diese Weise die Entwicklungsvorgänge beurteilen, wenn man zu einem einheitlichen Schlusse gelangen will.

In der embryologischen Literatur nahm eine hervorragende Stelle die Arbeit von Montgomery (7) über die Entwicklung von *Theridium* ein. Montgomery stellte auch das Hervortreten von zwei Cumuli fest, die gänzlich der hinteren und der vorderen Zellenanhäufung entsprechen. Im Gegensatz zu Kautsch nimmt er die Verbindungslinie der Cumuli als Medianlinie des Embryos an. Montgomery sieht im ersten Cumulus (*anterior*) die Anlagen für den Cephalothorax, im zweiten Cumulus (*posterior*) die Anlagen des Abdomens. Diese Anlagen sind den Vorder- und Hinterlappen Morin's gleichwertig. Er betrachtet ganz richtig, vom phylogenetischen Standpunkte aus, die beiden Cumuli als ein zusammenhängendes Gebilde, indem er sie als Blastoporusreste deutet.

In den beiden Cumuli erscheint sehr deutlich eine Zellenansammlung, die aus zweierlei Zellen gebildet ist, nämlich aus den größeren Elementen mit Plasmaausläufern, Vittellocyten, und aus den kleineren, die Montgomery als mesoentoblastische Zellen deutet. In späteren Stadien differenziert sich das Mesoentoblast in das sekundäre Entoderm (definitive Entoblast) und in das Mesoderm (Mesoblast). Der „*Cumulus anterior*" nimmt einen größeren Teil der Eihemisphäre ein, während der „*Cumulus posterior*" sich über ein kleineres Gebiet der Eioberfläche erstreckt und tiefer in den Dotter eindringt. Im Stadium der Keimblätterbildung sind die beiden Cumuli abgetrennt, bald aber kommt es zur Vereinigung der beiden Embryonalbezirke, denn es treten während der weiteren Entwicklung mesoentoblastische Zellen in der mittleren Region der Keimscheibe hervor. Die verdünnte Stelle im Blastoderm

vor dem *Cumulus posterior* deutet Montgomery als Grenze zwischen Cephalothorax und Abdomen.

Fassen wir noch einmal die Resultate unserer Untersuchungen bezüglich der Entwicklung der Arachnoiden zusammen und erläutern die sich abspielenden Vorgänge durch allgemeine Züge, zu denen man auf Grund der einzelnen Arbeiten gelangen kann. Wir sehen, daß bei den Arachnoiden in einem gewissen Stadium der Entwicklung zwei Anlagen hervortreten, eine vordere, breitere, mit unregelmäßigen Umrissen und eine hintere, bisweilen über die Oberfläche des Eies hinausragende und sich gegen das Blastoderm scharf abgrenzende. Verschiedene Autoren benanten diese Anlagen verschieden. Dieser Umstand verursachte — meiner Meinung nach — eine Verschiedenheit in der Schilderung und Beurteilung der Entwicklungsprozesse, was zur Folge hatte, daß wir bis jetzt noch kein einheitliches Bild der Entwicklungsgeschichte der Arachnoiden haben. Montgomery bezeichnet die Anlagen als „vorderen“ und „hinteren“, Kautsch als „ersten“ und „zweiten“ Cumulus. Schimkewitsch unterscheidet den Cumulus und die Keimanlage oder Keimscheibe. Ich benannte diese Gebilde — vordere und hintere Zellenanhäufung. Ich sehe gänzlich von der Entwicklungsweise dieser Zellenanhäufungen ab. Ob sie selbständig entstehen, oder ob sie eine gemeinsame Anlage haben und erst später als isolierte Gebilde zum Vorschein treten, ob ihre gegenseitige Entfernung und ihr Zellenreichtum kleiner oder größer ist, — in jedem Falle haben wir in einem gewissen Stadium der Arachnoidenentwicklung zwei Embryonalbezirke deutlich ausgeprägt, die die Grundlage des primären Entoderms bilden. Wenn wir die Abbildungen der Autoren betrachten, so gelangen wir zu der Überzeugung, daß in der Entwicklung der Arachnoiden im allgemeinen kein Unterschied prinzipieller Natur hervortritt. *Thelyphonus*, *Agroeca*, *Phalangium*, *Ischnocolus*, *Argyroneta*, *Theridium* (Morin's und Montgomery's), *Agelena*, *Xysticus* weisen in ihren jungen Entwicklungsstadien ganz ähnliche Prozesse auf, die nur von den Autoren verschieden bezeichnet wurden. Zu diesem allgemeinen Resultat muß man auf Grund des vergleichendembryologischen Studiums gelangen.

Das allgemeine Schema für das Stadium der Keimblätterbildung bei den Arachnoiden stellt sich ganz analog dem mancher anderen Tracheaten dar. Die Entwicklungsnormen scheinen in dieser Gruppe

50*

allgemein zu sein und wenn auch manche Verschiedenheiten in den sich abspielenden Prozessen hervortreten, so sind sie durch sekundäre Umstände bewirkt worden.

In einer Reihe von Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte der Hexapoden versuchten Nusbaum (10) und Hirschler (4), einen allgemeinen Typus für die Keimblätterbildung der erwähnten Arthropodengruppe festzustellen. Sie fanden an zwei entgegengesetzten Punkten des Hexapodenkeimstreifs einen Bezirk, der das primäre Entodermmaterial liefert und noch in einem Stadium, in welchem die Stomodäaleinstülpung sehr gut ausgebildet ist, hervortritt. Diese Proliferationsherde wurden als Blastoporusreste bezeichnet. Schon Montgomery betrachtete, wie bereits oben angedeutet wurde, die Cumulusherde als Blastoporus, ähnlich, wie es auch Brauer (1) in seinen Beiträgen zu der Entwicklung des Skorpions annimmt. Ohne Zweifel muß man die Stellen der Keimscheibe, wo ein energischer Zellenwucherungsprozeß stattfindet, wo die Zellen auch in den späteren Entwicklungsperioden ihren echt embryonalen Charakter beibehalten und den Ausgangspunkt für das entodermale Embryonalmaterial bilden, nur als Blastoporusreste deuten. Den Untersuchungen von Heymons (3) nach entsteht die Keimstelle bei den Scolopendern auch durch die Blastodermwucherung an der Ventralseite des Eies. Der Bezirk, aus dem die Zellen abgelöst werden, muß vom morphologischen Standpunkt aus auch als Blastoporusrest gedeutet werden. Er ist also der vorderen und der hinteren Zellenanhäufung bei den Arachnoiden, wie auch den Proliferationsherden bei den Hexapoden gleichwertig.

Auf diese Weise habe ich versucht, die scheinbar verschiedenen Entwicklungsvorgänge bei den Arachnoiden einem für die tracheaten Arthropoden allgemeinen Entwicklungstypus unterzuordnen. Es entstehen an der Blastodermverdickung zwei Zellenbezirke, ein vorderer und ein hinterer, die das primäre Entoderm liefern. Beide Zellenansammlungen sind durch einen Zellenstrang miteinander verbunden. Nach der Sonderung der Cölomsäcke, d. h. des Mesoderms, bildet die vordere und die hintere Zellenanhäufung mitsamt dem mittleren Zellenstrang das Material für das definitive Mitteldarmpithel oder sekundäres Entoderm.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Prof. Dr. Józef Nusbaum, für die liebenswürdige Unterstützung bei der Arbeit meinen innigsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden unter dem Leitz'schen Mikroskop mit Hilfe der Zeiss'schen Camera lucida gezeichnet. Die Buchstaben bezeichnen in allen Figuren dasselbe.

Zeichenerklärung.

D — Dotterzellen.
e — Entodermzellen.
gr. e — große Entodermzellen.
m — Mesoderm.
H. A — Hintere Entodermanhäufung.
V. A — Vordere Entodermanhäufung.

Tafel.

Fig. 1. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Keimstreif von *Agelena labyrinthica* aus dem Stadium der Keimblätterbildung. Die Zeichnung veranschaulicht die Bildung des primären Entoderms in der mittleren Region des Embryos. Ok. 3, S. 6.

Fig. 2. Querschnitt durch einen Embryo von *Xysticus cristatus* auf der Höhe der vorderen Entodermanhäufung. Ok. 5, S. 3.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Xysticus cristatus* aus dem Stadium, in welchem die vordere und die hintere Entodermanhäufung deutlich ausgeprägt sind. Ok. 5, S. 3.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Agelena* aus dem Stadium, in welchem die vordere und die hintere Entodermzellenanhäufung durch einen Entodermzellenstrang verbunden sind. Ok. 5, S. 3.

Fig. 5. Querschnitt durch den vordersten Teil des Keimstreifens von *Xysticus* aus demselben Stadium wie Fig. 3. Die Figur stellt den Wucherungsprozeß in dieser Region dar. Ok. 0, S. 6.

Fig. 6. Querschnitt durch die Abdominalregion des Embryos von *Xysticus* aus dem Stadium, in welchem die Cölomsäckchen ausgebildet sind. Zwischen den Mesodermsäckchen treten große und kleine Entodermzellen auf. Ok. 2, S. 6.

Fig. 7. Querschnitt durch die hintere Entodermzellenanhäufung des Embryos von *Xysticus* aus demselben Stadium wie Fig. 5. Ok. 0, S. 5.

Fig. 8. Fragment aus einem Sagittalschnitte durch einen Embryo von *Agelena* aus dem Stadium, in welchem das primäre Entoderm schon differenziert ist. Die großen und kleinen Entodermzellen kommen in dem Dotter oder an seiner Oberfläche zu liegen. Ok. 3, S. 6.

Fig. 9. Fragment eines Sagittalschnittes durch den Keimstreif von *Agelena*, der die vordere Entodermzellenanhäufung veranschaulicht. Ok. 3, S. 6.

Fig. 10. Fragment eines Sagittalschnittes durch den Keimstreif von *Agelena*, der die hintere Entodermzellenanhäufung veranschaulicht. Ok. 3, S. 6.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Agelena* aus dem Stadium, in welchem die vordere und hintere Zellenanhäufung auftreten. Ok. 5, S. 3. — Tubuslänge 160.

Literaturverzeichnis.

1) Brauer A.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. Z. f wiss. Zool., Bd. LVII, 3. 1894.

2) Hamburger Cl.: Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Argyroneta aquatica*. Z. f. wiss. Zool., Bd. XCVI, 1910.

3) Heymons R.: Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, Bd. XIII, 1901—1902.

4) Hirschler J.: Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes* L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCII, 1909.

5) Kautsch G.: Über die Entwicklung von *Agelena labyrinthica*. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat., Bd. XXVIII, 1909.

6) — Über die Entwicklung von *Agelena labyrinthica* Clerck. Zool. Anzeiger, Bd. XXV, 1910.

7) Montgomery Thos.: The Development of *Theridium*, an Aranead, up to the Stage of Reversion. Jour. of. Morph., Vol XX, 1909.

8) Morin J.: Zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen. Biol. Zentralblatt, Bd. VI, 1887.

9) — Наблюденя надъ развитiемъ пауковъ. Mém. Soc. Nat. Odessa, Vol. 13, 1888.

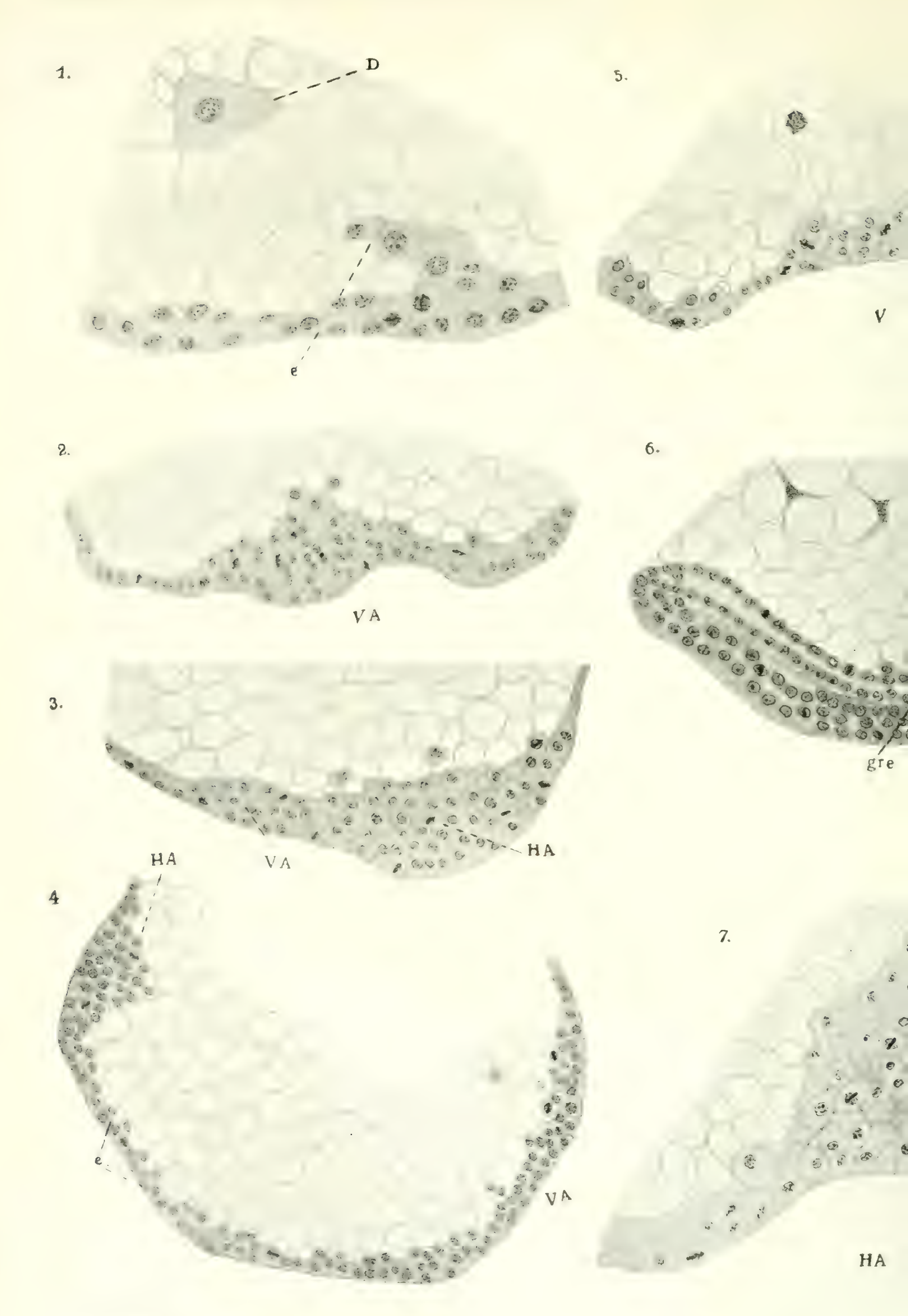
10) Nusbaum J. und Fuliński B.: Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes von *Gryllotalpa vulgaris*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCIII, 1909.

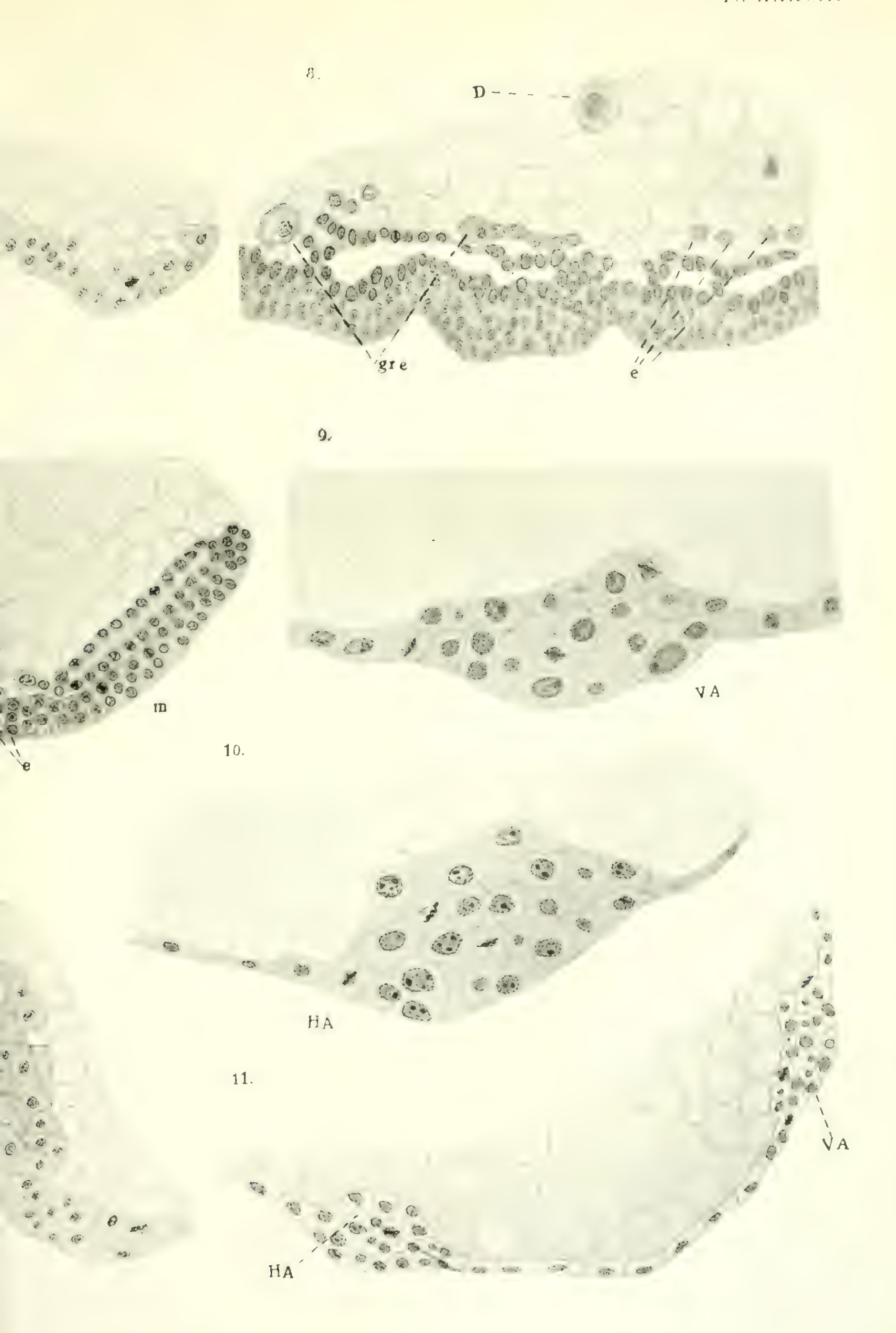
11) Schimkewitsch W.: Über die Entwicklung von *Thelyphonus caudatus* L., verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXXI, 1906.

12) Schimkewitsch L. und W.: Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tetrapneumones. Bul. de l'Ac. Imp. des Sc. de St.-Pétersburg, 1911.

13) Korschelt E. und Heider K.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1910.

14) Balfour Fr.: Handbuch der vergleichenden Embryologie. Jena 1880. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. B. Vetter.


1.
D
e
2.
VA
3.
VA
HA
4
HA
e
VA
5.
V
6.
gre
7.
HA


8.
D
gr e
e
9.
VA
m
e
10.
HA
11.
VA
HA

Wpływ temperatury 0° C. na rozwój jaj jeżowców. — Über den Einfluß der Temperatur von 0° C. auf die Entwicklung der Echinideneier.

Note préliminaire

de Mlle **JANINA BURY,**

présentée par M. E. Godlewski (fils) m. c. dans la séance du 1 Juillet 1912.

(Planche XXXIX).

Aus den Arbeiten R. Hertwig's und O. Schultze's über den Einfluß einer Temperatur von 0° C. auf die Entwicklung von Froscheiern geht deutlich hervor, daß eine solche Temperatur das Entwicklungstempo enorm verzögert, ja fast zum Stillstand bringt und auch sonstige Änderungen in dem Entwicklungsgange verursacht. Die Beobachtungen dieser beiden Autoren, wie auch die Untersuchungen von Marcus und Erdmann über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Temperatur und Kernplasmarelation bei Echinideneiern haben unzweideutig darauf hingewiesen, daß gerade cytologische Untersuchungen über den Einfluß der besagten Temperatur zu sehr interessanten Ergebnissen führen könnten.

Die Aufgabe vorliegender Arbeit bestand darin, die durch die Einwirkung einer Temperatur von 0° C. auf die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien von Echinideneiern hervorgerufenen Änderungen in cytologischer Hinsicht zu erforschen, und zwar sowohl wie sie sich während der Einwirkung dieser Temperatur selbst als auch nach Überführung der Eier in Zimmertemperatur in der weiteren Entwicklung derselben äußern.

Als Material benutzte ich zu meinen Untersuchungen Eier von Echiniden *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*, die von der Zoologischen Station in Triest aus nach Krakau bezogen wurden. Die Kulturen wurden in künstlichem, nach Herbst hergestelltem Seewasser gezüchtet. Die Entwicklungsstadien, in denen sich die der Temperatur von 0° C. ausgesetzten

Eier befanden, waren folgende: *a)* reife, aber nicht befruchtete, *b)* befruchtete Eier in verschiedenen Entwicklungsphasen nach der Befruchtung und in verschiedenen Stadien der Karyokinese bis zur ersten Teilung, *c)* in der Furchung begriffene Keime (in 2 bis 4 und mehr Blastomeren) und *d)* Keime im Blastulastadium.

Die Dauer der Einwirkung der 0° C.-Temperatur betrug 24 Stunden. Nach je 6 Stunden wurden die Versuchskulturen aus der Temperatur von 0° C. herausgenommen, ein Teil von ihnen sofort fixiert, ein anderer Teil dagegen in Seewasser von Zimmertemperatur gebracht, wo ihre weitere Entwicklung vor sich gehen konnte. Auch von diesen Kulturen wurden Proben in gewissen Zeitintervallen fixiert.

Um die konstante Temperatur von 0° C. zu erhalten, stellte ich die Glasgefäße mit den Kulturen, in denen bei der Überführung in 0° C. das Wasser durch stark abgekühltes ersetzt wurde, in mit feingestoßenem Eis gefüllte Schubladen, die sich ihrerseits wiederum in einem Eisschrank befanden, dessen Innentemperatur 1—1·5° C. nicht überschreiten durfte.

Der Einfluß der Temperatur von 0° C. auf unreife Eier.

In fast jeder Eierportion, die der Gonade entnommen wird, findet man bekanntlich eine Anzahl von unreifen Eiern. Die dieser Temperatur exponierten unreifen, in Zimmertemperatur gebrachten Eier gestatten das Eindringen von Spermatozoen, was bei normalen Entwicklungsbedingungen niemals der Fall ist. Die Köpfe dieser Spermatozoen erleiden aber keine Vakuolisierung. In reifenden, im Stadium der Reduktionsteilungen befindlichen Eiern, welche auf 0° C. abgekühlt waren, werden die Chromosomen der Richtungskörperchen zu Kernen organisiert. Ist das Richtungskörperchen noch nicht gänzlich ausgeschieden, so ziehen sich die Chromosomen in das Eiprotoplasma zurück, wo sie das Material zur Organisation der Kerne bilden. Derartige Eier besitzen alsdann zwei hemikaryotische Kerne.

Der Einfluß der Temperatur von 0° C. auf unbefruchtete Eier.

Die Untersuchungen von Schaxel haben dargetan, daß während der Reifung der Echinideneier in denselben eine Emission des Chromatins aus dem Kern durch die Kernmembran hindurch in das Protoplasma stattfindet. Die im Plasma in Gestalt eines feinen

Staubes verteilte Chromatinsubstanz verursacht, daß sich das Plasma des Eies mit basischen Farbstoffen leicht färbt. Ausgesprochene Agglomerate bildet die chromatische Substanz im Ooplasma niemals. Das Stadium der Chromatinemission ist vor dem Auftreten der ersten Reduktionsteilung beendigt.

In reifen, vor der Befruchtung der Einwirkung einer Temperatur von 0° C. ausgesetzten Eiern findet unter dem Einfluß derselben eine Chromatinemission aus dem Kerne in das Protoplasma durch die Kernmembran hindurch statt. Je länger der Aufenthalt des Eies in dieser Temperatur währte, desto intensiver wird der Emissionsprozeß. Die im Ooplasma befindliche, sich mit Kernfarbstoffen färbende Substanz oder das „Chromatoplasma", wie es von Krahelska genannt wird, beginnt sich zusammenzuballen, und zwar in Gestalt von Tröpfchen, die sich mit Chromatinfarbstoffen tingieren lassen und deren Anzahl mit der Länge des Aufenthaltes in der Temperatur von 0° C. beständig wächst.

Nach der Überführung der Eier in Zimmertemperatur und ihrer Befruchtung lassen sich in ihrer Entwicklung beträchtliche Abweichungen von der Norm feststellen. Die erste Teilung erstreckt sich nur auf die Kerne, das Plasma bleibt hingegen ungeteilt. Diese Teilung verläuft entweder 1) auf dem Wege der normalen Karyokinese oder 2) der Karyokinese mit verzögerten Chromosomen oder schließlich 3) als Typus, welcher als amitotisch bezeichnet werden könnte, resp. der Amitose sehr nahe steht. Fig. 1 zeigt das Anfangsstadium des letztgenannten Typus, wo wir den nach beiden Seiten hin langgestreckten Kern sehen, Fig. 2 veranschaulicht das Endstadium der Amitose; zwei Tochterkerne werden durch ein schmales Band von Kernsubstanz zusammengehalten.

Die geteilten Kerne verschmelzen wiederum miteinander und während längerer Zeit (4—8 Stunden) wiederholt sich in zyklischer Aufeinanderfolge auf demselben Territorium die Teilung in Chromosomen (Fig. 3), die Vakuolisierung der letzteren zu Karyomeriten (Fig. 4) und die abermalige Verschmelzung dieser zu einem einzigen Kerne (Fig. 5). Bei jedesmaligem Zerfall des Kernes in Chromosomen vermehrt sich deren Anzahl und ebenso vergrößert sich das Volumen des durch die Vakuolisation der Chromosomen gebildeten Kernes. Das in der Umgebung der Chromosomen befindliche Plasma erleidet beträchtliche Änderungen, es wird homogen, kompakt und färbt sich elektiv mit sauren Farb-

stoffen. Es bildet gleichsam die Unterlage, auf der die Chromosomen ruhen. Wir haben es hier mit einem Teilungstypus zu tun, welcher einigermaßen an den „Monaster“ erinnert, der gleichfalls die Anhäufung einer bedeutenden Menge von Kernsubstanz auf einem einzigen Territorium zur Folge hat. Die auf diese Weise gebildeten Riesenkerne machen nun Regulationsteilungen durch, und zwar entweder durch multipolare Mitose (Fig. 6) oder aber — wie aus Fig. 7 zu ersehen ist — indem die Chromosomen durch sehr starke monozentrische Strahlung über das ganze Plasma verstreut werden, wo sie zu Karyomeriten vakuolisiert werden; letztere bilden dadurch, daß sie zu je mehreren miteinander verschmelzen, zahlreiche ungleichwertige Kerne. Die gleichzeitige Teilung des Plasmas, von welcher die Regulationsteilungen begleitet werden, führt zur Bildung des Vielzellenstadiums. Diesen beiden Typen von Regulationsteilungen, der mono- und der polyzentrischen Mitose, begegnet man im Verlauf der weiteren Entwicklung überall dort, wo man große ungeteilte Plasmaterritorien mit Riesenkernen antrifft. Die weiteren Teilungen vollziehen sich auf dem Wege einer mehr oder minder normalen Karyokinese; je weiter die Entwicklungsstadien fortschreiten, desto häufiger tritt die normale Mitose als Teilungstypus auf.

Der Einfluß der Temperatur von 0° C. auf befruchtete Eier.

Die Versuche an Eiern, welche nach der Befruchtung (7 Min. nach der Besamung, während der Kernkopulation und in den verschiedenen Stadien der Karyokinese) der Einwirkung von 0° C. ausgesetzt waren, weisen darauf hin, daß die Entwicklungsprozesse unter dem Einfluß dieser Temperatur entweder eine gänzliche Hemmung oder eine sehr beträchtliche Verzögerung erleiden. Bei 0° C. findet die Strahlung nicht statt; war sie aber vor der Überführung der Eier in 0° C. vorhanden, so wird sie jetzt verwischt. Was den Kern anbelangt, so sind die an ihm wahrzunehmenden Bilder je nach der Phase, in welcher das Ei der Temperatur von 0° C. ausgesetzt war, verschieden, wenn auch die zutage tretenden Änderungen prinzipiell stets von ein und demselben Typus sind.

Wir finden hier nebeneinander zwei Kerntypen: a) große, retikuläre Kerne und b) zu Klumpen zusammengeballte oder sich zusammenballende Chromosomen, deren Ursprung auf die retikulären Kerne zurückzuführen ist. Mit der Dauer des Aufenthaltes in der

Temperatur von 0° C. nimmt auch die Größe der retikulären Kerne sehr beträchtlich zu. Fig. 8*a*, *b* und *c* zeigt bei *a* den Kontrollkern, bei *b* und *c* retikuläre Kerne, und zwar *b* nach 12-stündigem, *c* nach 24-stündigem Aufenthalt in 0° C. Quantitativ ändert sich das Verhältnis der retikulären Kerne zu den kompakten Chromatinklumpen je nach der Dauer des Aufenthaltes in 0° C., so zwar daß die hierbei auftretenden Latituden eine gewisse Periodizität aufweisen. Nach 6 und nach 24 Stunden überwiegt die Zahl der retikulären Kerne, nach 12 und 18 Stunden wird das Verhältnis fast genau zugunsten der kompakten Chromatinklumpen umgekehrt. Dies wird durch die beigefügte Tabelle veranschaulicht:

Dauer des Aufenthaltes in 0° C. in Stunden	Retikuläre Kerne in Prozenten	Chromatinklumpen in Prozenten
6	71%	29%
12	30%	70%
18	23%	77%
24	70%	30%

Die Zusammenstellung der oben geschilderten Bilder und der Daten der obigen Tabelle sowie die Tatsache, daß wir imstande sind, die Genese der Chromatinklumpen nachzuweisen. berechtigt uns zu der Annahme, das während des Aufenthaltes der Eier in 0° C. ein durch das Eindringen des Spermatozoons ausgelöster Prozeß der Produktion von Kernsubstanz auf Kosten der im Protoplasma enthaltenen Substanzen stattfindet. Nach Überführung der Eier in normale Temperatur erleiden diese Kerne Regulationsteilungen nach den oben angeführten Typen der mono- und der polyzentrischen Mitose. Die Kernteilung wird hier von der Plasmateilung begleitet.

Der Einfluß der Temperatur von 0° C. auf furchende Eier bis zur Blastula inkl.

Für Eier, welche während der Furchung der Einwirkung der Temperatur von 0° C. ausgesetzt waren, ist die Verwischung der Zellengrenzen charakteristisch; ihre Kerne verhalten sich so wie in den Eiern. welche vor dem Auftreten der ersten Furchung dieselbe Behandlung zu erleiden hatten.

Die Blastula, welche als Übergangsstadium normalerweise kaum einige Stunden währt, wird unter dem Einfluß der Temperatur von 0° C. auf 28 Tage auf demselben Stadium festgehalten. Nach 14 Tagen in Zimmertemperatur gebracht, entwickelt sie sich bis zum Pluteus, während sie nach längerem Aufenthalt in 0° C. in Zimmertemperatur gebracht, als Stereoblastula zugrunde geht. Von welchen cytologischen Änderungen diese Prozesse begleitet werden, konnte wegen Mangel an diesbezüglichem Material nicht festgestellt werden.

Die im obigen angeführten Änderungen im Teilungstypus, die Ablagerung der Kernsubstanz auf einem einzigen Territorium, die Produktion von Kernsubstanz bei 0° C. in befruchteten Eiern bei völligem Mangel an Plasmateilungen, das Auftreten von Mitose und Amitose mit verzögerten Chromosomen, eine gewisse Schwerfälligkeit im Teilungsvermögen des Plasmas — alle diese Tatsachen legen die Vermutung nahe, daß der Teilungstypus des Kernes auch von dem Zustande des Plasmas abhängig ist.

Die Degenerationsphänomene und ihre Analyse.

An dem von mir beobachteten Material lassen sich zwei einander konträr gegenüberstehende Degenerationstypen wahrnehmen.

Die Untersuchungen Masing's über die Menge der phosphorhaltigen Nukleinsäure (eines für das Chromatin charakteristischen Bestandteiles) in unbefruchteten und befruchteten Eiern bis zur Blastula inkl. haben gezeigt, daß die Menge derselben während der Entwicklung bis zum Blastulastadium nicht zunimmt. Es existiert mithin im Eiplasma eine gewisse, zur Bildung der Kerne des Embryos bis zur Blastula inkl. präformierte Menge an Nukleinsäure. Unabhängig von Masing hat Schaxel in einer rein morphologischen Arbeit dargetan, das während der Reifungsperiode das Plasma infolge des aus dem Kerne in dasselbe einwandernden Chromatins basophil wird, während nach der Befruchtung ein direkt entgegengesetzter Prozeß stattfindet, nämlich die beständig zunehmende Achromasie des Plasmas, so daß es im Blastulastadium sich rein nur mit sauren Farbstoffen tingieren läßt. Wenn man diese Ergebnisse mit den Untersuchungen Masing's, die an dem gleichen Material durchgeführt worden sind, nebeneinanderstellt, so gelangt man zu dem Schluß, daß diese Nukleinsäure enthaltende Substanz nichts Anderes ist, als eben das dem Kern seinen Ur-

sprung verdankende Chromatoplasma. Wie ich oben erwähnt habe beginnen in dem Plasma von Eiern, welche vor der Befruchtung der Einwirkung von 0° C. ausgesetzt waren, größere Zusammenballungen von Chromatoplasma aufzutreten, wobei das in ihrer Umgebung befindliche Plasma sich homogener gestaltet. Eine Potenzierung dieses Prozesses hat den Tod des Organismus zur Folge. Die Fig. 9. 10 und 11 veranschaulichen die verschiedenen Stadien dieses Degenerationstypus, das Endstadium desselben ist der in Fig. 11 dargestellte Zerfall in Kugeln von baso- und oxyphilen Substanzen. Ist der Prozeß der Chromatoplasma-Zusammenballungen noch nicht allzuweit vorgeschritten, so kann ihn die Einführung des Spermatozoons noch rückgängig machen und die Entwicklung in normale Bahnen zurückbringen. Nach dem Eindringen des Samenfadens verringert sich zuerst die Größe, später aber auch die Zahl der chromatoplasmatischen Gebilde, und schließlich erhält das Plasma sein normales Aussehen wieder. Gleichzeitig aber findet eine Produktion der Kernsubstanz statt, und zwar ohne Rücksicht auf den Teilungstypus des Kernes.

Der Einfluß der durch das Eindringen des Spermatozoons bei der Befruchtung eingeführten Substanzen würde also darauf beruhen, dem Chromatoplasma das Einwandern in den Kern zu erleichtern, wo es zum Chromosomenchromatin umgewandelt wird, und es in den Kernbläschen abzulagern. Wahrscheinlich vollzieht sich diese Erscheinung auf dem Wege der Lösung, in Gestalt eines Enchylemmas dringt wohl das Chromatoplasma in den Kern ein, denn niemals ist es mir gelungen, ein Eindringen von Tröpfchen oder Körnchen von Chromatoplasma aus dem Kern ins Plasma zu beobachten.

Der zweite Degenerationstypus beginnt mit der Teilung des Kerns, ohne daß eine Plasmateilung dabei stattfindet. Seine weitere Etappe ist die Verschmelzung der Kerne, welche entweder schon in den frühen Entwicklungsstadien auftreten kann oder aber, falls nach einer Regulationsteilung des Kernes eine Teilung des Plasmas nicht stattgefunden hat, auch in den späteren Stadien auftritt. Der Zuwachs an Kernsubstanz geschieht hier regelmäßig durch Aufteilung in Chromosomen und deren Vakuolisierung zu Kernen, die dann miteinander verschmelzen. Möglich ist hier eine Regulation durch Plasmateilung, andernfalls erhalten wir Bilder wie in

Fig. 12, wo den größten Teil des Eies die Kernsubstanz einnimmt; der Schlußeffekt dieses Degenerationstypus ist der Zerfall, wie ihn Fig. 13 zeigt.

Die Bildung des Blastocöls durch Degeneration ist die Regel für alle Kulturen, die jemals der Einwirkung von 0° C. exponiert waren. Durch dieselbe wird in der Regel ein gewisser Teil des Eies derart alteriert, daß er nicht mehr regulationsfähig ist. Dies äußert sich schon gleich zu Anfang der Entwicklung einerseits durch Autotomie der betroffenen Partien, andrerseits durch eine bedeutende Trägheit in der Teilungstätigkeit und durch die Bildung von Synkaryonten. Ein Teil der weniger angegriffenen Zellen umwächst dieselben durch schnellere Teilungen, wodurch alle rückständigen, sich passiv verhaltenden Elemente nach der Mitte zu gedrängt werden (Fig. 14). Die Bildung des Blastocöls kommt dann durch Kolliquation der im Zentrum angesammelten Elemente zustande. Es handelt sich hier um eine Regulation durch Degeneration.

Vegetative Entstehung von Zwillingsblastulen und Zwillingslarven.

Oftmals sind bei der Bildung des Blastocöls durch Degeneration die erkrankten Elemente durch teilungsfähige Zellen voneinander getrennt; es bilden sich alsdann zwei Degenerationsherde, die durch sich teilende Zellen gegeneinander abgegrenzt sind (Textfig. A). Durch einen weiteren Fortschritt der Degenerationsprozesse bilden sich nun aus einem Ei zwei Blastulae (Textfig. B), welche je nach dem jeweiligen gegenseitigen Verhältnis der die beiden Blastocöle trennenden Zellen sich entweder voneinander trennen und unabhängige Individuen bilden, oder aber miteinander zusammengewachsene Zwillingsgebilde liefern. In beiden Fällen können sich aus den auf diese Art und Weise entstandenen Blastulae freischwimmende oder zusammengewachsene Plutei entwickeln.

Eine Durchsicht der einschlägigen Literatur und meine eigenen Beobachtungen zeigen, daß ein bestimmter Teil eines in Entwicklung begriffenen Organismus von vollkommener Entwicklungspotenz stets einen ganzen, zum selbständigen Leben fähigen Organismus hervorbringen kann, falls er von seiner ursprünglichen Totalität abgesondert wird, sei es durch physische Faktoren, wie z. B. Druck, sei es durch physiologische resp. regulative, wie beispiels-

weise in vorliegendem Falle durch Teile des Organismus, die zur weiteren Entwicklung nicht mehr fähig waren. Dies stimmt auch völlig mit der Child'schen Hypothese der physiologischen Isolation überein, wonach eine strikte Korrelation zwischen den einzelnen

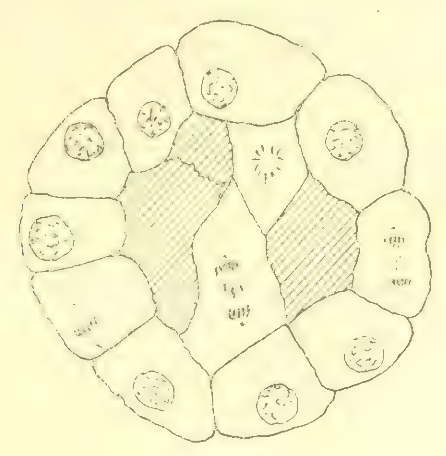


Fig. A.

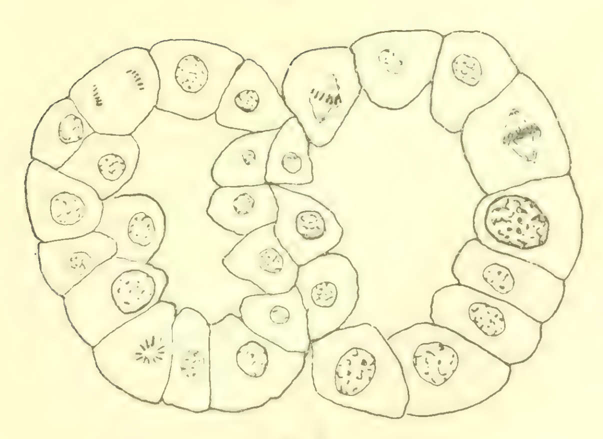


Fig. B.

Teilen des Organismus besteht; die Ausscheidung irgend eines Teiles des Organismus aus diesem Korrelationsverbande ruft sofort eine Gegenaktion seitens des Organismus zum Ersatze des ausgeschiedenen Teiles ins Leben. Befindet sich der Organismus auf der Entwicklungsstufe, daß alle seine Teile eine vollkommene To-

tipotenz besitzen, so ist jeder aus dem Korrelationsverbande ausgeschiedene Teil imstande, einen neuen Organismus zu bilden. „Eine partielle oder vollständige Teilung des Individuums muß also stattfinden, sobald ein totipotenter Teil von gewisser Größe außerhalb der Wirkungsgrenze der Korrelation... mehr oder minder vollständig physiologisch isoliert wird". (Child, S. 27, Vortr. u. Aufsätze, Heft 11).

Aus der Embryologischen Abteilung des Anatomischen Instituts der Jagellonischen Universität in Krakau.

Erklärung der Abbildungen.

Vergrößerung der Fig. 1—8, 14 — 1150-fach, der Fig. 9—13 — 800-fach.

Fig. 1—7, 9—11 und 14 stammen von Eiern, die vor der Befruchtung der Temperatur 0° C. ausgesetzt wurden.

Fig. 1—2. Verschiedene Stadien der Amitose der ersten Teilung des Furchungskerns.

Fig. 3—5. Teilungstypus der zyklisch während der ersten 4—6 Stunden wiederkehrenden Furchung.

Fig. 3. Teilung in Chromosomen.

Fig. 4. Die Chromosomen werden durch Vakuolisation zu Karyomeriten umgewandelt.

Fig. 5. Ein durch Verschmelzung der Karyomeriten entstandener Kern.

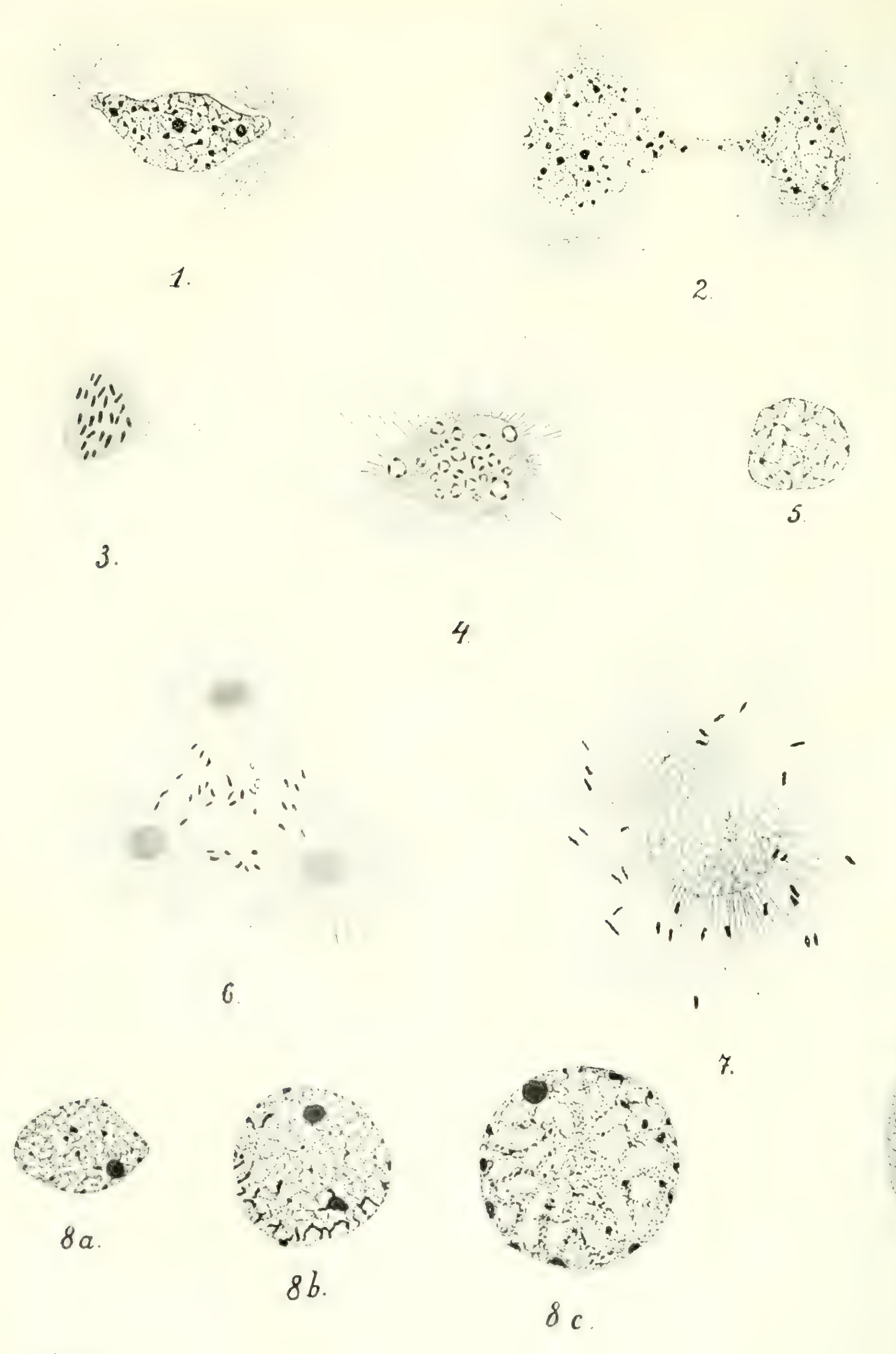
Fig. 6—7. Poly- und monozentrische regulatorische Mitosen der Riesenkerne.

Fig. 8 *a*, *b*, *c*. Kerne der Eier von *Strongylocentrotus lividus*, die 30 Minuten nach der Befruchtung der Temperatur 0° C. ausgesetzt wurden; *a* — Kontrollkern, *b* — nach 12, *c* — nach 24-stündigem Aufenthalt in 0° C.

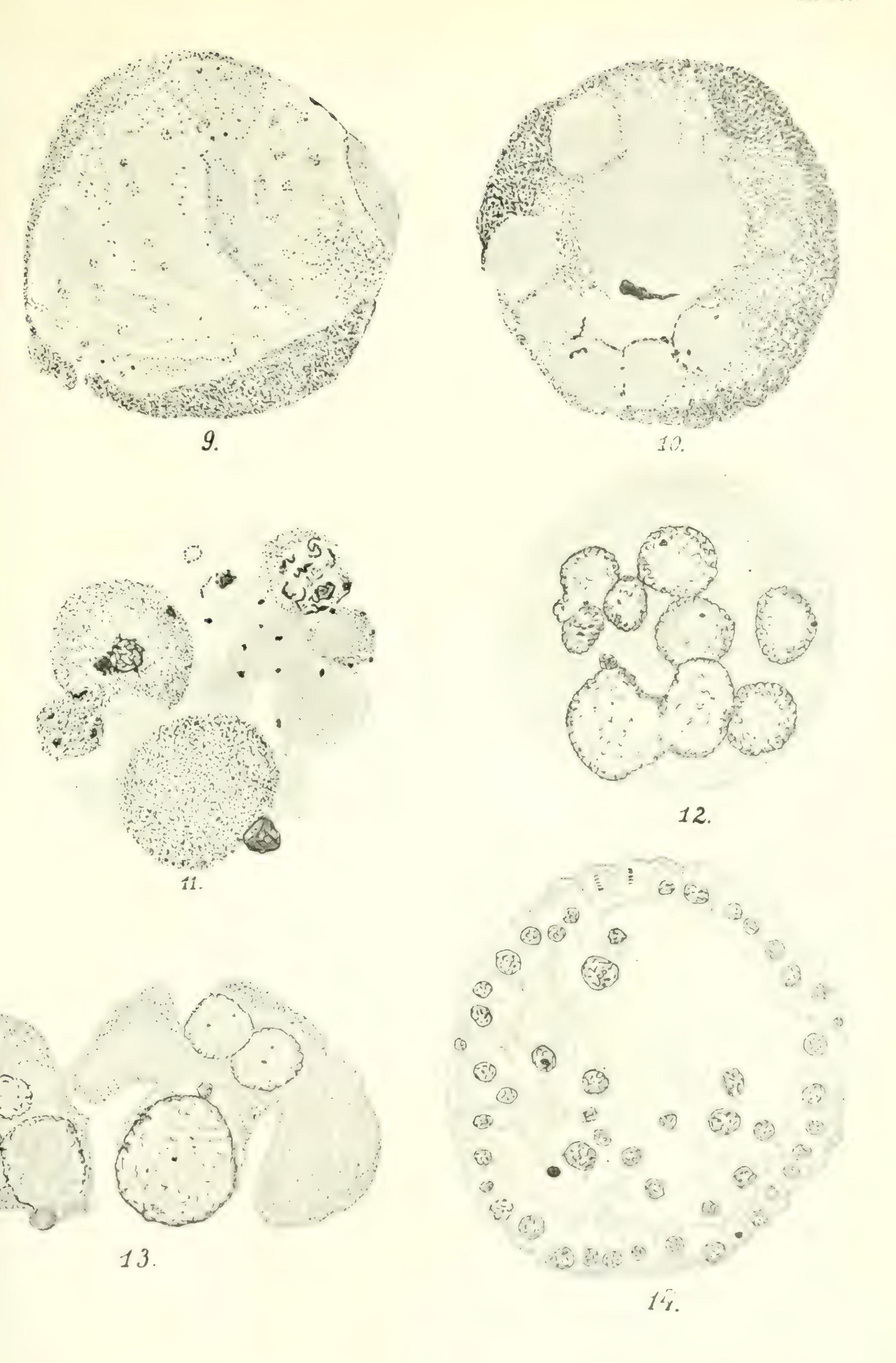
Fig. 9, 10, 11. Degenerationserscheinungen der unbefruchteten Eier von *Strongylocentrotus lividus*.

Fig. 12, 13. Degeneration der Eier von *Echinus microtuberculatus*, die nach der Befruchtung der Temperatur 0° C. ausgesetzt wurden.

Fig. 14. Degenerative Blastocölbildung.



J. Bury.


9.
10.
11.
12.
13.
14.

Przyczynek do znajomości tkanki łącznej skorupiaków. Część I. — Beitrag zur Kenntnis des Bindegewebes bei den Krustaceen. I. Teil.

Mémoire

de M[lle] **SOPHIE MAŁACZYŃSKA**,

présenté par M. J. Nusbaum m. c. dans la séance du 1 Juillet 1912.

(Planches XL).

Auf Anregung des H. Prof. Dr. J. Nusbaum habe ich das Studium der bindegewebigen Elemente der Krustaceen vorgenommen. Ich habe es mit der Untersuchung einzelner Organe der höchsten Gruppe, nämlich der Dekapoden begonnen. Die nachstehende Arbeit enthält die Ergebnisse meiner Beobachtungen über den Darmkanal, die Mitteldarmdrüse und die Kreislauforgane dieser Gruppe. Als Forschungsmaterial standen mir folgende Arten zur Verfügung: *Astacus fluviatilis* Rond., *Homarus vulgaris* M. E., *Palinurus vulgaris* Latr., *Carcinus maenas* Leach, *Eriphia spinifrons* Hbst., *Portunus puber* L. Das Material wurde in fast allen gebr...
Reagenzien konserviert und mit Hämalaun nach ...ülste befindet
Meyer, Eisenhämatoxylin nach Heidenh... außerhalb derselben
karmin gefärbt, mit Nachfärbung ...
Pikrinsäure. ...gewebe tritt bei allen von mir untersuchten Gattun-
Böhm... ...stacus, Eriphia, Carcinus, Portunus)* in mehr weniger über-
A...stimmender Form auf, weshalb es überflüssig ist, dasselbe bei
jeder einzelnen Gattung zu beschreiben. Es wird genügen, eine
allgemeine Schilderung unter gleichzeitiger Hervorhebung von Dif-
Lite...nzen bei den einzelnen Gattungen zu geben.
beschre... ...ittelbar unter der Hypodermis liegen die stark in die
Untersuchung ...genen Bindegewebszellen mit auch länglichen Ker-
treten entweder einzeln zerstreut oder in größerer
...stellen, wo die Zellen infolge der Längsstreckung
Der Darmka... die Kerne im Durchschnitte nicht getroffen sind,
für Untersuchu... ...hr leicht für eine der Hypodermis angehörende

Von den älteren Autoren, welche den histologischen Bau des Darmkanals der Dekapoden berücksichtigen, gibt Leydig (1857), wie es bereits Frenzel richtig bemerkt hat, nur das Schema der den Enddarm des Flußkrebses bildenden Schichten. Auch Haeckel's Abhandlung (1857) enthält über den histologischen Bau der Verdauungsorgane nichts Näheres. M. Braun (1875) unterscheidet zwar das außerhalb der Ringmuskulatur liegende Gewebe von dem im Innern derselben gelegenen, ohne jedoch eine nähere Beschreibung anzugeben. Die Angaben Vitzou's (1882) in betreff des im Darmkanal der Dekapoden vorkommenden Bindegewebes, sowie die beigefügten Abbildungen sind, wie es auch schon Frenzel erwähnt hat, sehr schematisch. Insbesondere gilt das für das zellige Bindegewebe; die Abbildungen dagegen, welche sich auf das aus „fibres renfermant des noyaux" bestehende Bindegewebe beziehen, z. B. Fig. 39, Taf. XXVIII oder Fig. 31, Taf. XXVII, stellen diese Art des Gewebes ziemlich gut dar. Die Auffassung desselben aber als eines aus Fibrillen bestehenden Gewebes entspricht nicht der Wirklichkeit. Die oben erwähnte Arbeit Frenzel's (1885) enthält eine eingehende Analyse des Bindegewebes, welches in der Wand des Darmes der Dekapoden auftritt. Seine Beobachtungen (er beschreibt z. B. genau die Struktur des Zellprotoplasmas und konstatiert die Tatsache, daß die nicht ausschließlich zelligen Bindegewebeformen ihren Ursprung in der Umbildung der ... haben) erschöpfen nicht alle Formen der bindegewebigen ... sie auch im einzelnen sehr richtig sind. Frenzel ... ppen des Bindegewebes: 1) das „zellig-fase... ehend... faserige" und 3) das „la-

...ebe der
...
...d
...r-
...ukum
... Zellen des
...thelium des End-
...d die parallel der
...I. Grades bilden
...rhalb der Ring-
...auch richtig, daß

in dem Enddarme des Flußkrebses außer den von Schneider beschriebenen Bindegewebsformen fast keine anderen zu finden sind. Es berechtigen jedoch nicht die Beobachtungen eines Teiles des Darmes einer einzigen Art zu Schlüssen über die Formen der Bindesubstanzen bei Dekapoden überhaupt.

Sonst konnte ich über den histologischen Bau des Darmes der Dekapoden in der Literatur nichts Näheres finden. Nach dieser kurzen Zusammenfassung der bisherigen Ergebnisse wende ich mich zur Beschreibung meiner eigenen Beobachtungen.

Der Bau des Schlundes der Dekapoden ist, wie bekannt, folgender: Unter der dicken chitinigen Kutikula, welche die innere Fläche des Schlundrohrs auskleidet und in welcher man alle von Vitzou (1882), Tullberg (1882) u. a. beschriebenen Schichten unterscheiden kann, befinden sich diese Kutikula ausscheidende, mehr oder weniger zylindrische hypodermale Zellen (Matrixzellen). Die Wand des Ösophagus ist nicht glatt, sondern bildet Wülste, je nach der Gattung von verschiedener Größe und Anzahl. Das Innere der Wülste ist durch Bindegewebe ausgefüllt, in welchem nicht zahlreiche Längsmuskelfasern verlaufen. Diese verästeln sich in der Richtung des Ösophaguslumens in die direkt an die Chitinkutikula inserierenden Abzweigungen (übereinstimmend mit den Holmgren'schen Angaben über die Muskelinsertionen bei den Arthropoden (1902 u. 1910). Im Bindegewebe befinden sich auch spärliche, kleine Gefäße und die von Vitzou und Wallengren (1901) beschriebenen Drüsen. An der Basis der Wülste befindet sich die stark ausgebildete Ringmuskulatur und außerhalb derselben die dünne bindegewebige Serosa.

Das Bindegewebe tritt bei allen von mir untersuchten Gattungen *(Astacus, Eriphia, Carcinus, Portunus)* in mehr weniger übereinstimmender Form auf, weshalb es überflüssig ist, dasselbe bei jeder einzelnen Gattung zu beschreiben. Es wird genügen, eine allgemeine Schilderung unter gleichzeitiger Hervorhebung von Differenzen bei den einzelnen Gattungen zu geben.

Unmittelbar unter der Hypodermis liegen die stark in die Länge ausgezogenen Bindegewebszellen mit auch länglichen Kernen. Diese Zellen treten entweder einzeln zerstreut oder in größerer Anzahl auf. An Stellen, wo die Zellen infolge der Längsstreckung sehr dünn und die Kerne im Durchschnitte nicht getroffen sind, können sie sehr leicht für eine der Hypodermis angehörende

Basalmembran gehalten werden. Eine richtige Basalmembran aber, welche Vitzou im Ösophagus bei *Maia squinado* beschreibt, konnte ich in keiner von mir untersuchten Form beobachten. Andererseits jedoch habe ich den unmittelbaren Übergang der Hypodermiszellen mittels Ausläufern in die unter ihnen gelegenen Bindegewebszellen nicht bemerkt. Diese Zellen, deren Dimensionen von der gewöhnlichen Größe der gewebigen Elemente bei einzelnen Gattungen abhängig sind, gehen in dem Grade, wie sie sich von der Hypodermis entfernen, in breitere, immer aber noch längsgezogene Zellen über, welche ihrem Aussehen nach den Leydig'schen Zellen des II. Grades entsprechen. Indem sie hernach eine abgerundete und dort, wo sie dicht aneinander liegen, eine vieleckige Form annehmen, stellen sie die Leydig'schen Zellen des I. Grades dar, welche das Innere der Ösophaguswülste ausfüllen. Es ist hervorzuheben, daß in den Vertiefungen zwischen den Wülsten, wo überhaupt das Bindegewebe eine spärliche Entwicklung aufweist, die längsgezogenen Zellen vorwiegen oder sogar ausschließlich auftreten.

Dasselbe läßt sich über das in der Nähe der Muskelbündel auftretende Bindegewebe bemerken, wo es wiederum die Form stark längsgezogener Zellen mit länglichen Kernen annimmt. Diese Zellen bilden stellenweise so zahlreiche fibrilläre Differenzierungen, daß das Ganze das Aussehen eines fibrillären, einzelne Muskelbündel umgebenden Bindegewebes mit zerstreuten Kernen gewinnt.

Das unter der Ringmuskulatur gelegene Bindegewebe tritt entweder (wie bei *Astacus* und *Carcinus*) in der Form der Leydig'schen Zellen des I. und II. Grades oder (wie bei *Portunus* und *Eriphia*) in der Form stark längsgezogener Elemente, welche wir unter der Hypodermis beobachtet haben, auf. In der Ösophaguswand der Dekapoden kann man also drei miteinander durch Übergansformen verbundene Typen der Bindegewebszellen unterscheiden.

Die Kerne der Bindegewebszellen, sowohl derjenigen, welche den Charakter der Leydig'schen Zellen des I., wie auch des II. Grades aufweisen, sind meist rundlich oder oval, gewöhnlich nach der Form der Zelle gestaltet. Sie können in der Mitte der Zelle oder auch, was häufiger geschieht, wandständig liegen. Die einzelne Zelle enthält einen, zwei oder noch mehr Kerne. Das Chromatingerüst tritt in Form von kleineren oder größeren, oft an der Peripherie des Zellkernes verteilten Granula auf. Die Kerne besitzen

eine deutliche Kernmembran und ein, zwei oder mehr Nukleolen. Diese Angaben beziehen sich auf alle von mir untersuchten Arten, hervorzuheben sind nur die besonders chromatinarmen Kerne der Bindegewebszellen bei *Portunus puber*. In den mehr längsgezogenen Zellen behalten die Kerne denselben Charakter, nehmen jedoch eine längliche, sogar stäbchenartige Form an.

Im Plasma der Leydig'schen Zellen des I. und II. Grades kann man sehr leicht ein deutliches, spongioplasmatisches (morphoplasmatisches) Netzwerk von sehr feinen, vieleckigen oder rundlichen Maschen beobachten (Fig. 1). Dieses Netzwerk läßt sich besonders gut nach der Konservierung in Sublimat mit Osmiumsäure oder in Fleming'scher Lösung und nach der Färbung mit Eisenhämatoxylin nachweisen. Man kann es manchmal aber auch nach der Konservierung in gewöhnlicher gebrauchten Reagenzien (Sublimat mit 5% Eisessig, Carnoy'sche Flüssigkeit, 10%-ige Formollösung) konstatieren. Frenzel war, wie ich es schon oben erwähnt habe, der erste, welcher diesen Bau des Zellprotoplasmas bemerkt hat: „Die Zellsubstanz läßt sich als ein sehr feines Netzwerk erkennen" (a. a O., S. 159 u. 160). Dieses spongioplasmatische Netzwerk hat wahrscheinlich später K. C. Schneider im Innern der Leydig'schen Zellen als ein „sehr locker fädiges Gerüst" beschrieben. Die anderen Autoren beschreiben diese Zellen als bläschenartige Gebilde mit wasserhellem Inhalt.

Bezüglich der Abgrenzung der Zellen lassen sich folgende Bilder beobachten: 1) die Scheidewände zwischen den Zellen sind dünn und einheitlich, so daß man in ihnen nicht zwei, zu den benachbarten Zellen gehörende Membranen nachweisen kann; solche Bilder treten in der Ösophaguswand nur in verschwindend kleiner Anzahl auf; 2) die Scheidewände sind nicht einfach und einheitlich, sondern weisen entweder spärliche oder zahlreichere fibrilläre Differenzierungen auf (Fig. 1). An diese in den Scheidewänden auftretenden Fibrillen können sich auch jene anschließen, welche noch im Ektoplasma der Zellen liegen, und zwar in kleinerer Anzahl in den Zellen des I. und in größerer in denen des II. Typus. Wie bekannt, wurde dieser Sachverhalt in den Zellen des I. u. II. Typus von K. C. Schneider genau dargestellt und gleichzeitig das Auftreten der fibrillären Differenzierungen nur im Innern der Zellen und die Ableitung derselben aus dem Zellgerüst hervorgehoben.

Dieselben oben beschriebenen Bindegewebsformen finden wir

in der Magenwand der von mir untersuchten Formen. Beim Flußkrebs tritt ausschließlich das aus Leydig'schen Zellen des I. und II. Grades bestehende Bindegewebe auf. Bei *Homarus*, *Portunus* und *Palinurus* finden sich dagegen vorwiegend die stark längsgezogenen Zellen, welche wir unter der Hypodermis im Ösophagus bemerkt haben. Insbesondere bei *Homarus* treten sie in größeren Anhäufungen auf. Diese dritte Form der Zellen stellt uns unzweifelhaft die von Vitzou beschriebenen „fibres conjonctives“ dar. Jedoch, was Vitzou „fibres“ nennt, stellt nichts Anderes vor, als nur stark längsgezogene, äußerst differenzierte Leydig'sche Zellen des II. Grades. Daß wir hier mit Zellen zu tun haben, ist auch aus Vitzou's Abbildungen, Fig. 39, Taf. XXVIII. oder Fig. 21, Taf. XXVI ersichtlich. Jedenfalls springt in die Augen, besonders dort, wo diese Elemente zahlreicher auftreten, das fibrilläre Aussehen des aus ihnen bestehenden Gewebes (Fig. 2). Dieses Aussehen ist in erster Reihe auf die stark längliche Form der dasselbe bildenden Zellen zurückzuführen. Infolge der gegenseitigen Lagerung der Zellen lassen sich ihre Grenzen oft nicht einwandfrei nachweisen. Dieses Gewebe ist daher als ein aus stark längsgezogenen, geradlinig verlaufenden Elementen von noch wahrnehmbarem zelligem Charakter bestehendes zu bezeichnen. Für diese Art der Zellen würde vielleicht die Benennung „fibrilloide“ [1]) Zellen entsprechend sein. In den Scheidewänden sowie auch im Protoplasma der Zellen können, wie im früher beschriebenen Gewebe, zahlreiche fibrilläre Differenzierungen aufreten.

Der Bau des Mitteldarmes muß hier wegen des in der Wand desselben auftretenden, anders ausgebildeten Bindegewebes ausführlicher besprochen werden.

Was die topographischen Verhältnisse betrifft, so konnte ich dieselben nur bei *Astacus*. *Homarus* und *Portunus* beobachten. Bei *Astacus* sind sie allgemein bekannt: der Mitteldarm ist kaum einige Millimeter lang. Dagegen ist er bei *Homarus* übereinstimmend mit der von H. Wallengren gegebenen Beschreibung sehr lang und nimmt beinahe das ganze Abdomen ein. *Portunus* bildet einen ver-

[1]) „Fibrilloides Bindegewebe“ hat Graber (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 10, 1874) in der Insektenhaut beschrieben. Er gebraucht den Namen „fibrilloides Bindegewebe“, um das verschiedene chemische Verhalten dieses und des fibrillären Bindegewebes der Wirbeltiere anzudeuten.

mittelnden Typus; bei ihm sind nämlich beide Darmabschnitte von beinahe gleicher Länge.

Was die blinden Aussackungen dieses Darmabschnittes betrifft, so unterscheidet Wallengren zwei Typen dieser Blinddärme: 1) solche, welche vom vorderen, und 2) solche, welche vom hinteren Ende des Mitteldarmes ausgehen. Die erstere Art habe ich bei *Astacus*, die letztere bei *Homarus* und *Portunus* bemerkt. Sowohl Wallengren als auch Gerstaecker (1901, Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs) haben nicht entschieden, zu welchem Darmabschnitte diese zweite Art der Darmanhängsel gehört. Entscheidend hiefür kann nur der Bau der Blinddarmwand sein, und dieser ist identisch mit dem Bau der Mitteldarmwand; es fehlt ihm nur jede Muskulatur.

Der Bau der Mitteldarmwand ist folgender: Das Darmlumen ist mit hohem, zylindrischem, der Chitinkutikula entbehrendem, dagegen mit „Härchen-" oder „Borstenbesatz" versehenem Epithel ausgekleidet. Die subepitheliale Darmschicht ist nicht glatt, sondern zeigt in Querschnitten eine mehr oder weniger zickzackförmige Linie, je nach der an verschiedenen Stellen mit wechselnder Stärke entwickelten Bindegewebsunterlage. Unmittelbar unter dem Epithel befindet sich eine starke, homogene Membran, von Frenzel als „Tunica propria" bezeichnet, welche bei Brachyuren eine beträchtliche Dicke erreichen kann. Mit Rücksicht darauf, daß man als Tunica propria oft (Leydig, Schneider) die ganze nach innen von der Ringmuskulatur des Darmes liegende Bindegewebslage bezeichnet, scheint mir die Benennung dieser Komponenten der Tunica propria als „Stützlamelle" oder „Basalmembran" viel entsprechender zu sein. Dann folgt eine gewöhnlich schwach ausgebildete Bindegewebslage (bei *Astacus* und *Palinurus* konnte ich dieselbe nicht nachweisen). Die untenliegenden Ringmuskelfasern treten als proximale Differenzierungen der großen Muskelzellen auf, welche distal eine Menge von undifferenziertem Sarkoplasma mit chromatinreichen, nukleolenhaltigen Kernen enthalten. Diese Ringmuskelschicht ist nicht ununterbrochen, sondern weist Lücken auf, in welchen Bindegewebsstränge verlaufen. Diese verbinden die innerhalb der Ringmuskulatur liegende Bindegewebslage (Tunica propria) mit dem außerhalb derselben entwickelten (Tunica serosa). Die gewöhnlich mächtig entwickelte Tunica serosa enthält einzelne Gruppen von Längsmuskelfasern; diese sind an der Peripherie mehr

regelmäßig angeordnet. Frenzel bemerkt nichts von dem Vorhandensein der Längsmuskulatur im Mitteldarme der Dekapoden. Bei Brachyuren treten diese Muskelfasern in sehr geringer Anzahl auf, ohne eine deutliche Verteilung und Richtung aufzuweisen. Das die Tunica serosa bildende Bindegewebe ist verhältnismäßig locker; es enthält zahlreiche kleinere und größere lymphatische Räume, welche ein ganzes System bilden, das besonders beim Hummer stark entwickelt ist. Bei dieser Art kann man sogar eine gewisse Regelmäßigkeit in der Verteilung derselben beobachten: die mehr nach innen gelegenen Lakunen sind gewöhnlich kleiner, die größeren treten in mehr peripheren Teilen der Darmwand auf. Die am meisten peripheren Bindegewebspartien enthalten die oben erwähnten regelmäßig angeordneten Längsmuskelfasern.

Bei der näheren Beschreibung der in diesem Teile des Darmkanals auftretenden Bindegewebsformen werde ich mich vor allem mit der knapp unter dem Epithel gelegenen Stützlamelle befassen. Wie ich es schon oben erwähnt habe, stellt sie eine starke, homogene Membran dar, deren Dicke bei verschiedenen Formen sehr verschieden sein kann; sie ist bei *Homarus*, *Astacus* und *Palinurus* sehr dünn, erreicht dagegen bei Brachyuren eine bedeutende Dicke. Frenzel beschreibt sie als dritte Art, nämlich als „lamellöses oder elastisches“ Bindegewebe. Deegener (1904) und Rungius (1911) haben bei Insekten ihre Entstehung aus den bindegewebigen Elementen bestätigt. Rungius gibt an, daß sie bei der Larve von *Dytiscus marginalis* aus mehreren Schichten besteht und eigene Kerne enthält. Was die Entstehung dieser Membran anbelangt, so berechtigen mich meine Untersuchungen bei Krustaceen zu keinem bestimmten Schluß. Beim Hummer macht diese Membran den Eindruck, als stelle sie nur die miteinander verschmolzenen, verdickten Wände der Bindegewebszellen vor, welche knapp unter ihr liegen. Bei Brachyuren bemerkte ich neben dieser Membran zahlreiche kleinere und größere, aus derselben Substanz wie die Stützlamelle bestehende, kugel- oder tropfenartige Gebilde. Stellenweise kann man wahrnehmen, daß sie sich an die Stützlamelle anlegen und mit ihr verschmelzen. Wie diese Gebilde entstehen, konnte ich nicht wahrnehmen. Ich kann nur bemerken, daß ich in ihrer Nachbarschaft ziemlich zahlreiche Lymphocyten „im III. und IV. Stadium“ (Cuénot 1893) gefunden habe, d. h. entweder solche, welche eine Menge von azidophilen Granulationen

enthalten, oder solche, welche schon in Zerfallstadien stehen. Solche Lymphocyten habe ich auch in großer Anzahl knapp unter der Stützlamelle bei *Astacus*, *Palinurus* und in dem Blinddarm des Hummers beobachtet. Vielleicht spielen diese Lymphocyten eine Rolle bei der Bildung der kugelartigen Gebilde. Andrerseits habe ich an der Übergangsstelle des Mitteldarmes in den Enddarm bei *Portunus* bemerkt, als wenn die Stützlamelle direkt in die längsgezogenen Bindegewebszellen überginge, welche dort wie im Ösophagus unter der Hypodermis auftreten. Da aber die Stützlamelle an der Übergangsstelle sehr dünn ist, treten hier die Bilder nicht mit genügender Klarheit hervor. Daß die Stützlamelle keine Kerne enthält, kann ich mit aller Bestimmtheit bestätigen, obwohl man täuschende Bilder in dem Blinddarm von *Portunus* wahrnehmen kann: das Bindegewebe besteht dort wieder aus äußerst dünnen „fibrilloiden Zellen“, welche der zarten Stützlamelle knapp anliegen, so daß man meinen könnte, daß ihre Kerne der Stützlamelle angehören.

Färberisch verhalten sich sowohl die kugelartigen Gebilde als auch die Stützlamelle folgendermaßen: sie weisen eine starke Azidophilie auf, da sie sich sehr intensiv mit Eosin und bei Anwendung der Van-Gieson'schen Flüssigkeit mit Pikrinsäure färben[1]. Zu dem Eisenhämatoxylin zeigt die Stützlamelle keine besondere Verwandtschaft; bei Differenzierung in 2%-iger Alaunlösung entfärbt sie sich ziemlich schnell. Sie besitzt unzweifelhaft auch eine den elastischen Elementen verwandte Natur, da sie sich zwar nicht so intensiv wie die elastischen Fasern der Wirbeltiere, aber immer in ziemlich hohem Grade mit Resorzin-Fuchsin (nach Pranter's Methode) färbt. Jedenfalls besteht sie aus einer stark resistenten Substanz, da sie sich weder in kalter noch in auf 60° C. erwärmter Natronlauge löst. Nach längerer Behandlung dicker (30—35 μ) Schnitte des Mitteldarmes mit Natronlauge erhielt ich ein sonderbares Bild: alle Gewebe waren durchaus gelöst, nur die Stützlamelle samt den kugelartigen Gebilden blieben unberührt.

Die unter der Stützlamelle liegende bindegewebige Tunica propria ist nur beim Hummer ziemlich stark entwickelt. Bei *Astacus* und *Palinurus* konnte ich sie gar nicht nachweisen, und bei den Brachyuren ist sie auch kaum wahrnehmbar. Dadurch läßt sich erklä-

[1]) Dieser Umstand könnte auf die Abstammung der Kugelgebilde von den azidophilen Granula der Lymphocyten hinweisen.

ren, daß Frenzel diese Schicht der Mitteldarmwand übersehen konnte. Beim Hummer eignet sie sich am besten zu Beobachtungen. Bei dieser Art finden wir dicht unter der Stützlamelle eine aus ellipsoiden oder leicht spindelförmigen Zellen bestehende Bindegewebsschicht. Die Zellen liegen dicht nebeneinander und sind durch sehr deutliche Konturen voneinander abgegrenzt. Im Protoplasma dieser Zellen und zwischen ihnen können Fibrillen verlaufen. Das so geformte Bindegewebe tritt nur spärlich auf. Außer diesen Elementen finden sich in dieser Schicht Gebilde, welche ich als Übergangsform vom zelligen zum „blättrigen" Bindegewebe, das vorwiegend zur Bildung der Serosa beiträgt, betrachten muß. Sie stellen ganz längsgezogene, abgeplattete, durch unregelmäßige Konturen charakterisierte Gebilde dar (Fig. 3), die des öfteren an der Stelle, wo der Kern liegt, eine protoplasmatische Verdickung aufweisen. Diese Zellen verbinden sich miteinander und bilden auf diese Weise ein lockeres Gewebe mit zahlreichen, von Blut erfüllten Räume. Das Protoplasma dieser Zellen ist kompakter als das der Leydig'schen Zellen des I. Grades und besitzt zahlreiche fibrilläre Differenzierungen. Die Zellkerne besitzen ein auf der Peripherie gruppiertes Chromatingerüst. Diese Form des Bindegewebes tritt besonders an den Stellen auf, wo wegen der spärlichen Entwicklung der Tunica propria die Stützlamelle sehr nahe der Ringmuskulatur liegt. Das so geformte Gewebe bildet auch die bindegewebigen Stränge, welche zwischen die Ringmuskelfasern eindringen und die Tunica propria mit der Tunica serosa verbinden. Eine scharfe Abgrenzung dieser zwei Schichten existiert nicht. In den nach außen von der Ringmuskulatur liegenden Partien verwischt sich aber immer mehr und mehr der zellige Charakter des Gewebes, da die oben beschriebenen Gebilde in immer größeren, miteinander verschmolzenen Komplexen auftreten. Schließlich nimmt in den mehr peripheren Teilen der Darmwand das Gewebe die äußerst differenzierte Form an. Sie bildet dort ein dem faserigen Bindegewebe der Wirbeltiere entsprechendes Gewebe. Die Zellgrenzen sind nicht zu unterscheiden. Die nackten, länglichen oder lanzettförmigen Kerne liegen zerstreut zwischen den größeren Komplexen von Fibrillenbündeln, welche den ehemaligen Zellgrenzen entsprechen und das charakteristische „blättrige" Aussehen des Bindegewebes hervorrufen (Fig. 4). Die wellig geschwungenen Fibrillenbündel verlaufen vorwiegend parallel zu der Längsachse des Darmrohres und sind von kollagener Natur,

da sie sich bei der Van-Gieson'schen Färbung mit Säurefuchsin rot und mit Blauschwarzpikrinsäure blau färben. Besonders deutlich treten sie nach Anwendung der Bielschowsky'schen Methode hervor. Einzelne Fibrillen können auch in anderen Richtungen, nicht nur parallel der Längsachse des Darmrohres verlaufen. Dieses so ausgebildete Bindegewebe, für welches der Name „blättrig" am zutreffendsten wäre, stellt das von Haeckel als „gewöhnliches", von Frenzel als „faseriges" beschriebene Gewebe vor.

Beim Flußkrebse tritt das blättrige Bindegewebe nur in äußersten peripheren Teilen der Mitteldarmwand auf, wo es sonst sehr spärlich entwickelt ist. Vorwiegend finden wir hier nur abgeplattete, stellenweise lappenförmige Zellen, welche miteinander anastomosieren und ein lockeres Gewebe bilden.

Bei *Portunus* sind die Verhältnisse denen bei *Homarus* ganz analog, mit dem Unterschiede, daß man jene knapp der Stützlamelle anliegende Zellschichte nicht bemerken kann, daß aber unmittelbar unter derselben eine Art von Netzwerk sichtbar ist, welches das Bildungsprodukt der meist spindelförmigen, im Innern der Ringmuskulatur liegenden Zellen sein dürfte, was vielleicht im Zusammenhang mit der Bildung der Stützlamelle stehen könnte. In der Tunica serosa finden wir ziemlich große Gruppen von Leydig'schen Zellen, welche spärliche fibrilläre Differenzierungen aufweisen. Den Hauptkomplex dieser Schicht bildet das typisch ausgebildete, blättrige Bindegewebe mit zahlreichen, wellig verlaufenden Fibrillen und Fibrillenbündeln (Fig. 5).

Bei *Carcinus maenas* und *Eriphia spinifrons* scheinen die Verhältnisse, so viel ich es an meinen diesbezüglich nicht besonders gelungenen Präparaten feststellen kann, mit jenen bei *Portunus* identisch zu sein.

Bei *Palinurus* tritt im Mitteldarme ausschließlich die blättrige Form des Bindegewebes auf, welches sich sogar dicht unter der Stützlamelle nachweisen läßt. Neben den größeren Komplexen können auch einzelne oder in kleine Stränge gruppierte blättrige Gebilde vorkommen, die in verschiedenen Richtungen zwischen den zahlreichen lymphatischen Lakunen verlaufen.

Wie aus den dargestellten Beispielen zu ersehen ist, tritt im Mitteldarme der Dekapoden vorwiegend eine von den vorher beschriebenen differente Art des Bindegewebes auf, für welches we-

gen seines Aussehens die Benennung „blättriges Bindegewebe“ am entsprechendsten ist.

Im Enddarme der Dekapoden begegnen wir nur aus anderen Teilen des Darmkanals her bekannten Formen des Bindegewebes.

Die Darmwand bildet nach innen ragende Längswülste, bei verschiedenen Arten von verschiedener Anzahl. Das Lumen ist wie im Vorderdarme mit einer dicken, chitinigen, von den zylindrischen Hypodermiszellen ausgeschiedenen Kutikula ausgekleidet. Das Innere der Wülste ist durch Bindegewebe (die Tunica propria) und in größerer oder kleinerer Anzahl vorkommende Längsmuskelbündel ausgefüllt. Die Abzweigungen der Längsmuskelbündel inserieren direkt an die Chitinkutikula. An der Basis der Wülste befindet sich die in den hintersten Darmabschnitten am stärksten entwickelte Ringmuskulatur. Außerhalb ihr ist noch die mehr oder weniger mächtige bindegewebige Tunica serosa entwickelt. In den Darmwülsten treten noch die sogenannten Intestinaldrüsen (Wallengren) auf, die den von Apáthy und Farkas (1906) für die Intestinaldrüsen des Flußkrebses beschriebenen Bau aufweisen [1]).

Das Bindegewebe tritt in denselben Formen wie im Vorder- und Mitteldarme auf.

Beim Flußkrebse füllt das aus Leydig'schen Zellen des I. und II. Grades bestehende Bindegewebe mit zahlreichen fibrillären Differenzierungen das Innere der Darmwülste aus. Die Leydig'schen Zellen des II. Grades treten am zahlreichsten in dem hintersten Darmteile auf, wo auch die bei weitem stärker ausgebildete Ringmuskulatur zu finden ist. Die Drüsen besitzen keine besonderen bindegewebigen Umhüllungen. Zwischen dieselben zwängen sich in der Form eines sie umflechtenden Netzes Muskelabzwei-

[1]) Mit der Verteilung dieser Drüsen habe ich mich nicht eingehender beschäftigt. Ich möchte jedoch an dieser Stelle eine Bemerkung betreffs ihrer Verteilung bei *Astacus* und *Portunus* machen. Merkwürdigerweise hat jeder von den sich mit dieser Frage beschäftigenden Autoren eine andere Verteilung dieser Drüsen im Enddarme des Flußkrebses angenommen (Vergl. Vitzou, Frenzel, Wallengren, Apáthy und Farkas). Meine Beobachtungen am Flußkrebse stimmen mit den Angaben von Apáthy und Farkas überein, mit dem Unterschiede, daß ich besonders starke Anhäufung dieser Drüsen im vordersten Teile des Enddarmes, im Umfange von zirka 1 mm beobachtet habe. Eine noch größere Anhäufung der Drüsen im vordersten Teile des Enddarmes tritt bei *Portunus puber* auf, so daß sie sich auch von außen durch eine beträchtliche Anschwellung der Darmwand an dieser Stelle bemerkbar macht.

gungen und längsgezogene, schmalkernige Bindegewebszellen. In der Serosa kommen ausschließlich Leydig'sche Zellen des II. Grades vor, und nur stellenweise das blättrige Bindegewebe. Der Enddarm samt der Arteria abdominalis superior ist außen von einer Bindegewebsschicht aus Leydig'schen Zellen I. Grades umschlossen. Die Zellen sind bedeutend größer als die die Darmwand aufbauenden Elemente; sie weisen fast vollkommen homogene Scheidewände und keine fibrillären Differenzierungen auf (Fig. 6), so daß dieses Gewebe auf den ersten Blick sich von dem Gewebe in der Darmwand unterscheidet. Die freien Räume, welche zwischen den Zellen auftreten können, sind mit Blutflüssigkeit, in welcher einzelne Blutkörperchen liegen, ausgefüllt. Die Lymphe enthält zuweilen Fettkugeln, welche auch in den Leydig'schen Zellen, jedoch seltener, vorkommen.

Analoge Formen des Bindegewebes sind auch bei *Homarus* und *Palinurus* zu beobachten. Bei *Palinurus* sind die Längswülste fast ganz durch Längsmuskeln ausgefüllt. Beim Hummer wiegen die Leydig'schen Zellen des II. Grades vor, die neben den Muskelbündeln und zahlreichen Noduli lymphatici[1]) eine äußerst längsgezogene Form annehmen. Die zwischen die Ringmuskelfasern eindringenden bindegewebigen Stränge verbinden die Tunica propria mit der Tunica serosa, welche den typischen Charakter des blättrigen Bindegewebes besitzt.

Bei Brachyuren ist die Serosa des Enddarmes ebenso wie die des Mitteldarmes entwickelt. Das Innere der Wülste ist wie bei *Palinurus* fast ausschließlich mit Längsmuskeln ausgefüllt, zwischen welchen auch vorwiegend längsgezogene Zellen auftreten. Unter der Hypodermis kann man wie im Ösophagus „fibrilloide“ Zellen bemerken.

Im Bereiche des ganzen Darmkanals sind in wechselnder Menge zwischen den bindegewebigen Elementen zerstreut auftretende Lymphocyten von verschiedener Form wahrnehmbar, und zwar: 1) runde, spindel- oder sternförmige mit spärlichem, homogenem Plasma und dunklen Kernen (I. Stadium nach Cuénot), 2) ovale, oft birnförmige oder an beiden Enden schmälere, welche

[1]) Noduli lymphatici liegen oft im Bereiche der hypodermalen Zellen; in den an die Chitinkutikula angrenzenden Zellenteilen bemerkte ich eine ziemlich dicke, ausschließlich aus azidophilen Granula bestehende Schichte.

gewöhnlich eine nicht allzu große Zahl von azidophilen Granula enthalten (II. Stadium), 3) endlich als Endstadien (III. und IV.) Formen, die mit azidophilen Granula überfüllt sind oder schon degenerieren.

In den Leydig'schen Zellen können oft kleinere oder größere Anhäufungen von Reservestoffen (Glykogen, Schaffer's „Trägersubstanz") auftreten. Zuweilen bilden sie ein förmliches Reservoir dieser Stoffe, was nach Vitzou in Verbindung mit dem Häutungsprozesse steht.

Ich muß noch hervorheben, daß auch die Schneider'schen „Speicherzellen", von Cuénot unter dem Namen „cellules protéïques", von Kollman (1908) als „cellules sphéruleuses" beschrieben, gewöhnlich im Bereiche der Serosa auftreten können. Sie erscheinen als Gebilde von kugelrundem, granulösem Inhalt („sphérules" Kollman's), welcher mit zarter Membran umhüllt ist. Sie besitzen ein oder zwei stark abgeplattete Kerne. Schneider ist geneigt, sie von eosinophilen Lymphocyten abzuleiten und erblickt ihre Aufgabe in der Aufspeicherung der Albuminoide. Kollman hält sie für „éléments fixes du tissu conjonctif" (a. a. O., S. 101) und entscheidet die Frage nicht, ob sie „produits d'excrétion ou des substances de réserve" sind. Auf Grund bisheriger Untersuchungen kann ich über die Bedeutung dieser Zellen derzeit nicht entscheiden.

In der Serosa des Darmes kommen auch zahlreiche Gefäße und Nervenstämme vor.

Die Mitteldarmdrüse (Hepatopankreas).

Die Mitteldarmdrüse besteht, wie bekannt, aus zahlreichen, zu größeren Lappen vereinigten Tubuli. Die auch mit drüsigem Epithel ausgekleideten Ausführgänge der Lappen vereinigen sich und bilden schließlich zwei in den vordersten Teil der Mitteldarmwand mündende Hauptausführgänge. Die Epithelzellen der Mitteldarmdrüse sitzen auf einer dünnen Membran, welche unter dem Namen Tunica propria [Leydig (1857), Weber (1880), Apáthy und Farkas (1906)] bekannt ist (Schneider'sche Grenzlamelle). Sie ist ganz homogen, färbt sich bei Van-Gieson'scher Färbung mit Säurefuchsin leicht rötlich, mit Blauschwarzpikrinsäure dunkelblau, und geht unmittelbar in die Stützlamelle des Mitteldarmes über. Sie ist von einem zierlichen Netzwerk quergestreifter Muskelfasern

umgeben. Das Netzwerk bilden ringförmige, in gewissen Abständen verlaufende Muskelfasern, welche miteinander vermittels senkrechter oder schräger, oft sekundär verästelter Abzweigungen verbunden sind. Ein derartiges Muskelnetz habe ich bei allen mir als Material zur Disposition stehenden Formen (*Palinurus*, *Homarus*, *Astacus*, *Eriphia*, *Carcinus*, *Portunus*) konstatieren können. Weber, Apáthy und Farkas haben es nur bei dem Flußkrebse beobachtet.

Außerhalb des Muskelnetzes befindet sich die Tunica serosa. Diese besteht nach Weber aus „ein Maschenwerk bildenden Zellengruppen" und nach Apáthy und Farkas aus zweierlei Bindegewebsfibrillen, von denen einige, größere Bündel bildend, parallel zu den Muskelfasern verlaufen, andere dagegen dünne Ausläufer der sternförmigen Bindezellen darstellen („körnchenarme Zellen"). Die zweite, von Apáthy und Farkas beschriebene Zellenart („körnchenreiche Zellen") nimmt an der Bildung der Tunica serosa keinen Anteil und gehört zu den wandernden Leukocytenformen (Cuénot'sche [1903, 1905] Phagocyten). Schneider erwähnt nur die Leydig'schen Zellen des II. Grades, welche sich den Gefäßen und Nerven gesellen.

Selbständige Fibrillen, die Apáthy und Farkas erwähnen, konnte ich auch bei Anwendung der von ihnen angegebenen Methode der Apáthy'schen Dreifachfärbung einzelner abgeschnittener Tubuli nicht entdecken. Dagegen habe ich bei allen Formen entweder längliche, spindelförmige oder verästelte Bindezellen beobachtet, welche dünne, faserartige Fortsätze entsenden. Derartige Bindezellen lassen sich sogar an Schnittpräparaten unterscheiden. Das beim Hummer stellenweise stärker entwickelte Bindegewebe weist einen blättrigen Charakter auf. Bei *Portunus* beobachtete ich auch Leydig'sche Zellen I. Ordnung.

Die verästelten Bindezellen erreichen ihre höchste Entwicklung in der bindegewebigen Membran, welche größere Lappen der Drüse umhüllt. Über ihren Bau gibt Weber gar keinen Aufschluß. Apáthy und Farkas erwähnen nur, daß sie „aus feinen kollagenen Fibrillen, mit zerstreuten, verschieden geformten Zellkernen, welche in der Richtung der Fibrillen oft gestreckt sind" besteht, Cuénot (1905), daß sie von „texture fibrillaire" ist. Diese Membran läßt sich leicht isolieren. Eine derart isolierte Membran konnte ich bei *Astacus* und *Palinurus* untersuchen. Auf Schnittpräparaten

der Mitteldarmdrüse des *Homarus* beobachtete ich eine dickere Hülle aus blättrigem Bindegewebe, und bei den Brachyuren hat sie, inwiefern ich das auch nur auf Schnittpräparaten sehen konnte, einen analogen Bau wie bei *Astacus* und *Palinurus*[1]).

Bei den letzteren Tieren besteht diese bindegewebige, von zahlreichen Lücken durchbrochene Hülle aus membranösen Ausbreitungen von deutlich, besonders bei *Palinurus*, fibrillärer Struktur (Fig. 7 und 8). Diese membranösen Ausbreitungen von gewöhnlich rundlich vieleckigen oder rhomboidalen Umrissen senden nach allen Seiten ausläuferartige Verlängerungen, in welchen die fibrilläre Struktur noch deutlicher zum Vorschein kommt (Fig. 7 und 8). Sie liegen nicht in einem Niveau, sondern verflechten sich flach miteinander, derart, daß eine unter resp. über die andere zu liegen kommt. Die durch membranöse Ausbreitungen freigelassenen Räume stellen die oben erwähnten Lücken dar, welche nach Cuénot (1905) für die Zirkulation von Bedeutung sind. Gesonderte verästelte Bindezellen kommen auch vor (Fig. 7). Sie sind von dreieckiger, sternförmiger, länglich spindelförmiger, oder sonst unregelmäßiger Gestalt. Ihre Ausläufer von genau faseriger Struktur lassen sich entweder auf einer längeren Strecke als gesonderte Gebilde beobachten, oder verschmelzen gleich bei ihrem Anfang mit den membranösen Ausbreitungen. Die in ihnen sichtbaren fibrillären Differenzierungen gehen unmittelbar in die Fibrillen der Membran über. Sowohl die Kerne der gesonderten Zellen als auch diejenigen, welche in der Membran zerstreut liegen, weisen denselben Charakter auf: sie sind von körnigem Inhalt und enthalten einige Nukleolen.

Die geschilderten Umstände deuten darauf hin, daß die flächenhaften, membranösen Ausbreitungen durch Verschmelzung größerer Anzahl von verästelten Bindezellen zustande gekommen sind. Die in den Fortsätzen der Zellen wahrnehmbaren Fibrillen verursachen auch die streifige Struktur der membranösen Teile. Die in ihnen sichtbaren größeren und kleineren Fibrillenbündel durchkreuzen sich in allen Richtungen und treten, wie ich es oben hervorgehoben habe, besonders deutlich in ausläuferartigen Verlängerungen derselben hervor. An der Außenseite der Membran läßt sich bei An-

[1]) Eine derart gebaute Membran umhüllt nach Marchal (1892) die Nephridialblase der Brachyuren.

wendung von Silbernitrat, wenigstens stellenweise, ein Endothelium wahrnehmen. Auf der Membran liegen auch zahlreiche Lymphocyten zerstreut, unter welchen ich außer den gewöhnlichen Formen auch Zellen mit gleichsam aus lauter Vakuolen bestehendem Plasma bemerkt habe.

Ein derart entwickeltes Bindegewebe, welches auch dem von Brock bei den Mollusken beschriebenen „interstiziellen“ Bindegewebe sehr ähnlich zu sein scheint, bildet eine stark dem Bindegewebe der Wirbeltiere (z. B. in den Mesenterien) nahestehende Form.

Die Kreislauforgane.

Die wichtigsten bisherigen Literaturangaben über den histologischen Bau des Herzens und der Gefäße der Dekapoden kann man folgenderweise zusammenfassen:

Leydig (1857) unterscheidet in den Gefäßwänden der größeren Arterien beim Flußkrebse: 1) die Intima, 2) die Muskularis und 3) die bindegewebige Adventicia und stellt das Vorhandensein eines Gefäßepithels in Abrede. Das Gerüst des Arthropodenherzens besteht aus Bindegewebe, dessen „flächenhafte Ausbreitung“ das Endokard bildet. Ähnlich sind die Ansichten Haeckel's (1857) bezüglich des Baues des Herzens beim Flußkrebse: „Kaum läßt sich als Endokard eine dünne Lamelle des homogenen Bindegewebes nachweisen, welches das ganze Gerüst des Herzens bildet“ (a. a. O., S. 556). Außen ist das Herz von einer Hülle „reinen Fettgewebes“ umgeben. Dieses Fettgewebe unterscheidet Haeckel ziemlich deutlich vom „Zellgewebe“, obwohl er den genetischen und morphologischen Zusammenhang beider zugibt. Das Zellgewebe gesellt sich nach ihm in großen Anhäufungen den Gefäßen und dem Darmkanal, das Fettgewebe dagegen bildet mächtigere Schichten nur um das Herz und das Gehirn. Die Arterien bestehen nach Haeckel aus 3 Häuten: 1) einer inneren elastischen, 2) einer mittleren (auch elastischen) Ringfasernhaut und 3) einer äußeren Adventicia, welche noch von einer mächtigen „Zellgewebsscheide“ umgeben sein kann. Die in größeren Arterien schwach, in mittleren sehr stark entwickelte Adventicia besteht aus gewöhnlichem, streifigem Bindegewebe. Der Verlauf der Fasern ist „so geschwungen lockig, wie es für die Wirbeltiere charakteristisch ist“ (a. a. O., S. 501). Die Kapillargefäße besitzen eine doppelt konturierte,

strukturlose Wand mit länglichen, spindelförmigen Kernen. Eberth (1896) hebt das Vorhandensein eines Perikardialepithels und das Fehlen desselben im Innern des Herzens hervor. In der Arbeit Béla Dezsö's (1878) finden wir keine bemerkenswerten histologischen Angaben. Felix Plateau (1880) bestätigt in seiner Arbeit die von Brocchi und Dogiel gemachte Beobachtung, daß in den peripheren Teilen des bindegewebigen Septums (Diaphragma), welches die untere Wand des Perikardialsinus bildet, Muskelfasern auftreten, und hebt die ausschließlich bindegewebige Natur der Herzligamente hervor. Dogiel (1894) nimmt beim Flußkrebse, den vorigen Angaben entgegen, ein nicht nur die äußere, sondern auch die innere Herzfläche auskleidendes Epithel an und beschreibt den Bau des Diaphragmas: „An der Peripherie besteht es aus stark ausgebildeten quergestreiften Muskelfasern und in der Mitte aus einer sehnigen Ausbreitung“ (a. a. O., S. 229). In der Abhandlung Bergh's (1902) finden wir auch Angaben, welche sich auf den Bau der Kreislauforgane nur beim Flußkrebse beziehen. Er nimmt wie Haeckel und Eberth nur ein die äußere Fläche des Herzens auskleidendes Epithel an und hält das das Lumen begrenzende Häutchen für Sarkolemma. In den großen Arterien unterscheidet er: 1) homogene Intima, 2) Ringfasern, welche er (wie Haeckel) als eine nicht „kontinuierliche“, sondern „netzartig durchbrochene“ Membran beschreibt; er spricht ihr aber die Eigenschaft der Elastizität ab, 3) eine Zellschicht ohne deutliche Zellgrenzen, mit ovalen, großen, parallel der Längsachse des Gefäßes gestellten Kernen, 4) die außerhalb dieser Zellschicht liegenden, sich mit Säurefuchsin scharf rot färbenden Längsfaserbündel, welche flache Kerne aufweisen. Außer diesen Hauptschichten kann noch akzessorisch die von Haeckel beschriebene Schicht des blasigen Bindegewebes und stellenweise noch ein „peritonealepithelartiger Überzug“ aus abgeplatteten Zellen auftreten. Die Abzweigungen erster Ordnung bestehen aus: 1) der Intima, 2) einer „epithelähnlichen Zellschicht“, in welcher nur Kerne sichtbar sind, und 3) einer Bindegewebsschicht mit deutlichen Zellen. Die Wände der kleinsten Gefäße bildet das Epithel allein. In der in polnischer Sprache publizierten Arbeit von S. Stecka (1903) behandelt die Verfasserin neben dem anatomischen auch den histologischen Bau des Herzens des Flußkrebses. Die äußere Schicht der Herzwand bildet nach Stecka das blasige Bindegewebe; stellenweise, besonders dort, von

wo die Herzligamente abgehen, schwindet der blasige Charakter des Gewebes, da sich die Zellgrenzen verwischen und zwischen ihnen Faserbündel auftreten. Dies muß ich hervorheben, da meine Beobachtungen das Vorhandensein der Faserbündel zwischen den Zellen bestätigen. Auf der Oberfläche des Herzens nimmt Stecka auch ein Epithel an, bestätigt aber das Fehlen eines Endotheliums im Innern. Das äußere Bindegewebe geht nach Stecka unmittelbar in das ebenso aussehende Bindegewebe des Myokardiums über; außerdem beschreibt sie im Myokardium spindelförmige oder verästelte, miteinander anastomosierende bindegewebige Elemente (Fig. 11 und 12 in der Arbeit Stecka's). Die Herzligamente bestehen aus etwas länglichen oder unregelmäßigen Bindegewebszellen, zwischen welchen in homogener Interzellularsubstanz einzelne Fasern verlaufen können. In dem bindegewebigen Teil des Diaphragmas treten Zellen und die in verschiedenen Richtungen sich kreuzenden Fasern auf. K. C. Schneider (1902, 1908) läßt in seinen beiden histologischen Handbüchern den Bau des Dekapodenherzens durchaus unbeachtet; was die Arterien betrifft, so sind sie nach ihm zusammengesetzt aus: 1) innerer Grenzlamelle (Intima), 2) mittlerer, ein- oder mehrschichtiger Zellenlage und 3) äußerer Grenzlamelle (Externa oder Adventicia). Sowohl die Intima als die Adventicia sind Bildungsprodukte der Leydig'schen Zellen III. Grades, für welche Schneider die einseitige Bildung der Fasern und Lamellen als charakteristisches Merkmal annimmt. Schließlich sei noch die Arbeit von Gądzikiewicz (1904) erwähnt, welcher das Vorhandensein der bindegewebigen Elemente im Myokardium der Dekapoden ganz in Abrede stellt.

Meine eigenen Bemerkungen über die bindegewebigen Elemente der Kreislauforgane der Dekapoden beginne ich mit der Beschreibung derselben in der Herzwand.

Der myokardiale Teil des Herzens zeigt je nach der Art verschiedene Eigentümlichkeiten im Auftreten der bindegewebigen Elemente. Bei *Homarus* und *Eriphia* habe ich zwischen den Muskelelementen spindelförmige oder verästelte, miteinander anastomosierende Bindezellen bemerkt (Fig. 9 und 10), welche ein die Muskelzellen umspinnendes Maschenwerk bilden. Die Zellen sind verhältnismäßig klein, besitzen homogenes Plasma und dunkle, chromatinreiche Kerne. Diese Kerne unterscheiden sich auf den ersten Blick von den hellen, chromatinarmen Kernen der Muskelzellen

(Fig. 9 und 10). Stellenweise treten auch zwischen den Muskelelementen größere Anhäufungen der Lymphocyten auf, die, mit noch homogenem Plasma ohne Granulationen versehen, sich nicht scharf von Bindezellen unterscheiden. Bei *Portunus* finden wir ganz andere Verhältnisse. Die bindegewebigen Elemente sind hier durch Leydig'sche Zellen I. Grades repräsentiert, zwischen welchen dünne Scheidewände ohne fibrilläre Differenzierungen auftreten. Diese Zellen sind regelmäßig zwischen den Muskeln verteilt. Die einzelnen oder größere Anhäufungen bildenden Lymphocyten sind auch wahrnembar. Bei *Astacus*, *Palinurus* und *Carcinus* liegen die Muskelelemente direkt in der Blutflüssigkeit, welche die zahlreichen zwischen die Muskeln hineinragenden Einbuchtungen des Hauptlumens ausfüllt. Bei *Carcinus* bemerkte ich zwar einzelne Gruppen von Leydig'schen Zellen, die aber ganz abgesondert waren und niemals eine gleiche Verteilung zwischen den Muskelzellen wie bei *Portunus* aufwiesen. Unter denselben waren auch „Speicherzellen" vorhanden. Bei *Astacus* konnte ich sogar solche einzelne Gruppen nicht finden. Meine Beobachtungen stimmen diesbezüglich mit denen von Gądzikiewicz (bei *Astacus*, *Palaemon*, *Pachygrapsus*) überein. Die von Stecka in Fig. 9 dargestellten bindegewebigen Zellen mit großen Kernen halte ich für das hier reichlich vorhandene Sarkoplasma und für Kerne der Muskelelemente. Man kann leicht getäuscht werden, da bei *Astacus fluviatilis* die Kerne der Muskelelemente dasselbe Aussehen wie die Kerne der Leydig'schen Zellen aufweisen und nicht viel kleiner und länglich gezogen sind, wie die Verfasserin angibt. Was die in Fig. 11 und 12 dargestellten, spindelförmigen und verästelten Bindezellen betrifft, so muß ich hervorheben, daß ich so gestaltete Bindegewebszellen zwar bei anderen Arten beobachtet habe, jedoch deren Auftreten bei *Astacus* nicht konstatieren konnte. Zwischen den Muskelelementen bemerkte ich nur Gruppen von Blutkörperchen, deren spindelförmige oder undeutlich verästelte Formen leicht für bindegewebige Elemente genommen werden können. Ich halte es übrigens für wahrscheinlich, daß sich die spindelförmigen und verästelten, bei *Homarus* und *Eriphia* auftretenden Bindezellen unmittelbar aus den Lymphocyten (I. Stadium) ableiten, indem sie sich in sessile Bindezellen verwandeln. Ein die Muskelelemente umspinnendes Maschenwerk, welches sie bei *Homarus* und *Eriphia* bilden, konnte ich aber beim Flußkrebse nicht konstatieren.

Es wäre noch zu bemerken, daß zahlreich im Myokardium vorkommende Nervenstämme und einzelne Ganglienzellen vom Bindegewebe umgeben sind, welches blättrigen Charakter besitzt und sich mit Säurefuchsin scharf rot färbt.

Die äußere, bindegewebige Schicht des Herzens ist vorwiegend von Leydig'schen Zellen I. Grades gebildet. Sie ist besonders reichlich im vorderen und hinteren Teile des Herzens entwickelt. Nach Konservierung in Sublimat mit Osmiumsäure ist in allen Zellen ein feines spongioplasmatisches Netzwerk sichtbar, welches besonders deutlich in der dem Myokardium dicht anliegenden Schicht hervortritt. Es ist dort dichter, mit weit engeren Maschen. Die meist wandständig gelegenen Kerne weisen eine deutliche Kernmembran, nicht zu reichliches Chromatingerüst in Gestalt von kleineren und größeren Granula und einen, zwei oder mehrere Nukleolen auf. In einer Zelle können auch zwei Kerne vorhanden sein, wobei sie öfters dicht nebeneinander liegen. In mehr peripheren Schichten der bindegewebigen Hülle und dort, von wo die Herzligamente abgehen, nehmen die Zellen eine mehr längliche und abgeplattete Form an. Die äußerste Schicht der abgeplatteten Zellen kann ich nicht für ein besonderes Epithel halten, da man einen allmählichen Übergang der unten liegenden Zellen in solche abgeplattete Formen bemerken kann. Zwischen den Zellen verlaufen zahlreiche Fasern und Fibrillen, die bei Anwendung der Bielschowsky'schen Methode deutlich hervortreten (Fig. 11). Sie treten entweder einzeln oder in größeren Bündeln auf, welche von Fasern von verschiedener Dicke gebildet sind. Diese Fibrillen können sich auch verästeln, wobei die Verästelungen so dick wie die Stammfibrille oder viel dünner sind. In besonders großer Anzahl treten sie beim Übergang des bindegewebigen in den myokardialen Teil des Herzens, wo sie im Sarkolemma der Muskelelemente verschwinden, und in den mehr peripheren Partien des Herzens. Sie sind aber zwischen fast allen Zellen vorhanden und bilden ein sie umflechtendes Maschenwerk. Das Vorhandensein so stark entwickelter fibrillärer Differenzierungen gestattet nicht, dieses Gewebe als „Zellgewebe" zu bezeichnen. Die Herzligamente weisen denselben Bau auf wie die äußere bindegewebige Schicht des Herzens. Auf der äußersten Oberfläche dieser letzteren habe ich noch, wenn auch nicht an allen Stellen, eine homogene Membran bemerkt, welche ein identisches Aussehen mit der in Gefäßen ausgebildeten Intima hat (viel-

leicht Haeckel's „kontinuierlicher Überzug" aus „homogenem Bindegewebe"? a. a. O., S. 556). Diese Membran liegt unmittelbar auf der äußersten Zellschicht des Bindegewebes und ist wahrscheinlich ein Bildungsprodukt desselben. Dieser Umstand dürfte im Zusammenhange mit dem Auftreten der homogenen Intima in der Gefäßwandung darauf hinweisen, daß die bindegewebigen Zellen dort, wo ihre Flächen stets mit der Blutflüssigkeit in Berührung kommen, derartige homogene Membranen ausbilden können. Auch St.cka erwähnt, daß der Perikardialsinus von oben durch eine homogene Membran geschlossen ist. Den Bau der Perikardialwände lasse ich für jetzt unberücksichtigt, da sie fast ausschließlich denselben Bau wie die äußere Hautbedeckung aufweisen. — Die untere Wand des Perikardialsinus habe ich nur bei *Astacus* und *Carcinus* untersucht. An den Seitenteilen des Diaphragmas treten, wie bekannt (Dogiel, Plateau), quergestreifte Muskelfasern auf, die gegen die Mitte in sehnige, starke Fasern übergehen. Solche sehnige Endigungen der diaphragmalen Muskelfasern hat Stecka auch in den seitlich-unteren Herzligamenten bemerkt. Die untere und die obere Fläche des Diaphragmas ist auch von einer homogenen Membran ausgekleidet. Das Bindegewebe ist blättrig entwickelt, aber auch Leydig'sche Zellen mit Faserdifferenzierungen kommen vor.

Da ich jetzt zu der Beschreibung der Gefäßwandung der Dekapoden übergehe, will ich noch bemerken, daß ich den Bau der großen (Haupt-) Arterien, nur bei *Astacus*, *Homarus* und *Portunus* untersucht habe. — Die Wand derselben besteht beim Hummer und Flußkrebse aus folgenden Schichten: 1) einer sehr dicken, homogenen Intima, 2) einer mehrschichtigen Zellenlage, deren Zellen in der Richtung der Längsachse des Gefäßes gestreckt sind (Tunica media), 3) einer ziemlich schwach entwickelten Adventicia aus blättrigem Bindegewebe, welche sich bei der Van-Gieson'schen Färbung mit Säurefuchsin rot färbt und den charakteristischen welligen Verlauf der Fasern aufweist. Stellenweise kommt noch die Lage aus Leydig'schen Zellen I. Ordnung dazu. — Bei näherer Betrachtung der hier vorkommenden Elemente springt vor allem in die Augen der Unterschied zwischen der Tunica media, welche, wie Schneider richtig annimmt, die Bildnerin der Intima ist, und der Adventicia, welche mit der Bildung der Intima nichts zu tun hat und kein Bildungsprodukt der Media ist. In dem Lehrbuch der Histologie von Schneider finden wir auf S. 473 die Behaup-

tung (Hist. Pract., S. 146): „Sowohl die Intima, wie die Adventicia sind Bildungsprodukte von Bindezellen, die wir als Leydig'sche Zellen dritter Ordnung bezeichnen können" u. s. w., dagegen auf S. 489, bei der Beschreibung der in der Tunica serosa des Darmes vorkommenden Gefäße, die Bemerkung: „die Adventicia stammt vom umgebenden Zellgewebe", so daß man sich nicht orientieren kann, welcher Meinung Schneider eigentlich ist. Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich bestätigen, daß die Zellen der Tunica media nur die Intima bilden und daß sich diese Schicht scharf von dem blättrigen Bindegewebe der Adventicia unterscheidet.

Die Zellkerne der Tunica media weisen eine charakteristische, spirale Verteilung des Chromatingerüstes auf (Fig. 12 und 13). Die Zellgrenzen sind nicht scharf ausgeprägt, sondern allseitig ist eine Menge von lamellösen, stab- oder faserartigen Gebilden sichtbar, welche vorwiegend parallel zu der Längsachse des Gefäßes verlaufen (Ringfasern der Autoren). Diese Gebilde sind ganz bestimmt von derselben Natur wie die das Gefäßlumen auskleidende Intima. Sie werden von den Zellen nicht einseitig gebildet, wie Schneider hervorhebt, und was er für das charakteristische Merkmal der Leydig'schen Zellen dritter Ordnung hält, sondern allseitig, wie man es aus Figur 12, 13 und 14 ersieht. Nirgends konnte ich die von Schneider erwähnten dünnen, membranösen Wände nachweisen. Sowohl diese Gebilde als die Intima sind von einer spezifischen Natur. Sie schwärzen sich sehr intensiv bei der Färbung mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin; bei Anwendung der Van-Gieson'schen Flüssigkeit färben sie sich gewöhnlich mit Pikrinsäure; nach der Färbung mit Hämalaun nach Rawitz oder Meyer und mit Eosin nehmen sie eine Mischtinktion auf. Sie färben sich, wie die Stützlamelle im Mitteldarme, ziemlich stark mit Resorzin-Fuchsin (nach Pranter's Methode). Sie lösen sich sogar in kalter Natronlauge sofort. Bei der Tinktion mit Thionin ($0 \cdot 5\%$) oder mit schwacher Lösung von Toluidin ($^1/_{3000}\%$) tritt eine leichte Metachromasie hervor: die Kerne sind türkis-blau, die Intima dagegen und die lamellen- oder faserartigen Gebilde zwischen den Zellen lilla-rosig, wobei die Adventicia und die Leydig'schen Zellen aus dem umgebenden Bindegewebe, mit Ausnahme der Kerne, ganz ungefärbt bleiben. Sonderbare Bilder treten auch nach Anwendung der Bielschowsky'schen Methode hervor. Man er-

hält gleichsam ein negatives Bild der anderen Tinktionen: die Intima bleibt samt den in der Media vorhandenen Lamellen- und Faserbildungen ganz unimprägniert, die Adventicia dagegen weist eine starke Imprägnation der kollagenen Fasern auf (Fig. 14). Alle oben geschilderten Eigenschaften weisen auf die spezifische Natur der Intima und der Faser- und Lamellendifferenzierungen der Zellen der Tunica media hin. Wir müssen die Intima als eine „Kutikularsubstanz" betrachten, die aber in großen Arterien beim Flußkrebse und beim Hummer allseitig von den Zellen der Tunica media produziert wird, und erst sekundäre größere Ablagerung derselben stellt die Intima dar.

Eine einseitige (d. h. nur innere) Bildung der Intima bemerkt man in Gefäßen mittlerer Größe und Hauptarterien des *Portunus*. Die Hauptarterien des *Portunus* besitzen denselben Bau wie jene der mittleren Größe der anderen Arten. Sie bestehen aus: 1) einer wie in Hauptarterien stark entwickelten Intima, 2) einer epithelartig angeordneten Zellschicht (Tunica media) (Bergh hält sie nicht für Bindegewebszellen, indem er sie von der darunterliegenden „Bindegewebsschicht" unterscheidet), 3) einer stark entwickelten Adventicia aus blättrigem, kollagenem Bindegewebe. In der Tunica media lassen sich die Zellgrenzen nicht unterscheiden, und die Kerne weisen eine spirale Anordnung des Chromatins auf. Die Faser- und Lamellenbildungen sind vorwiegend senkrecht zum Gefäßlumen gestellt, so daß die an die Adventicia stoßenden Zellenflächen frei von ihnen bleiben. Diese letztere ist aus kollagenem, blättrigem Bindegewebe aufgebaut, welches eigene längliche oder lanzettförmige Kerne besitzt. Die runden Zellen, welche Bergh in dieser Schicht beschreibt (S. 381, Fig. 27, Taf. XI), habe ich niemals gefunden.

Kleinere Gefäße bestehen nur aus einer Schicht bindegewebiger Zellen (Bergh'sches Epithel), deren innere, ein wenig verdickte Zellwände die dünne Intima vorstellen. Solche Gefäße kommen z. B. reichlich in der Serosa des Darmes und in der Mitteldarmdrüse vor. — Typische Kapillargefäße, welche ich z. B. in der Mitteldarmdrüse häufig beobachten konnte, bestehen auch aus einer Zellschicht, welche aber stark längsgezogen und abgeplattet sind und nur da, wo der Kern liegt, eine leichte protoplasmatische Verdickung aufweisen. Wo am Schnitte die Kerne nicht sichtbar sind, sieht man die von Haeckel beschriebene „strukturlose Wand" von doppelten Umrissen.

Wenn wir das bisher Gesagte zusammenfassen, sehen wir, daß in den Gefäßwänden der Dekapoden zwei Formen des Bindegewebes vorkommen: 1) das die Adventicia bildende blättrige Bindegewebe und 2) die bindegewebigen Zellen, welche Schneider als besondere III. Ordnung der Leydig'schen Zellen bezeichnet hat. Meiner Meinung nach ist das nicht genügend begründet, da man diese Zellen als Leydig'sche Zellen des II. Grades ansehen kann.

Zusammenfassung.

Im allgemeinen kann man mit Haeckel (bei *Astacus*) unter den verschiedenen Bindegewebsarten der Krustaceen folgende Formen unterscheiden: 1) „Bindesubstanzen mit weit überwiegenden Zellen", 2) „Bindesubstanzen mit überwiegender Grundsubstanz", wobei die Stützlamelle und die Intima als eine spezielle Art aufzufassen wäre („Kutikulargewebe").

Die erste Art („Bindesubstanzen mit weit überwiegenden Zellen") stellen die aus Leydig'schen Zellen aufgebauten Gewebe vor. Dieses bei vielen Wirbellosen unter dem Namen „zellig-blasiges" beschriebene Bindegewebe tritt in analoger Form im „Chordagewebe" auch bei Wirbeltieren auf. Schaffer (1903) unterscheidet zwei Typen dieses „vesikulösen" Stützgewebes: 1) vesikulöses Gewebe von chordoidem Typus, 2) vesikulöses Stützgewebe von chondroidem Typus. In seiner letzten Arbeit (1911) berücksichtigt er auch das „zellig-blasige" Stützgewebe der Dekapoden, welches er zwar in der Reihe anderer Gewebe von „chordoidem" Typus beschreibt, sich jedoch ausdrücklich verwahrt, daß es ihm nicht gelungen ist, einzelne Zellen zu isolieren. Die Isolierbarkeit der Zellen hält er für ein wesentliches Merkmal der Gewebe von chordoidem Typus. „Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß es sich hier in der Tat um einheitliche Scheidewände zwischen den Blasen handelt, wodurch die Stützfestigkeit des Gewebes zweifellos erhöht würde. Dies müßte angenommen werden, wenn die Isolation der Blasen in keiner Weise gelänge. Dann wäre das Gewebe als eine sehr primitive Form des blasigen Stützgewebes von chondroidem Typus zu betrachten" (a. a. O., 1911, S. 41). Er nimmt daher die Einheitlichkeit der Scheidewände an, was insbesondere aus seinen Worten auf Seite 44 zu folgen scheint: „Es gelingt nie mit Sicherheit, einen trennenden Spalt oder eine Mittellamelle wahrzunehmen".

Um über den wirklichen Sachverhalt im klaren zu sein, nahm ich auch Isolationsversuche vor und verwendete hiezu eine schwache (0·1%) Lösung von Chromsäure, Drittelalkohol, halbverdünnte Müller'sche Flüssigkeit und 0·75%-ige Osmiumsäure. Als bestes Mittel erwies sich Osmiumsäure. Doch auch da waren die Resultate negativ. Es ist mir nicht gelungen, einzelne Zellen samt ihren Membranen zu isolieren. Die Scheidewände schienen ganz einheitlich zu sein, ohne irgendwo doppelte Konturen aufzuweisen, was gewiß der Fall wäre, wenn jede Zelle eine eigene Membran besäße. Nicht selten kann man sowohl in Isolations- als auch in gefärbten Schnittpräparaten zwei einander ganz nahe liegende, abgesonderte Wände der scheinbar benachbarten Zellen bemerken. Bei näherer Betrachtung aber kann man sich leicht überzeugen, daß hier zwischen jene zwei Zellen eine dritte gezwängt ist. Wir sehen also, daß die Ansichten Schaffer's richtig zu sein scheinen und daß man das „zellig-blasige" Gewebe der Dekapoden als eine Art des Gewebes betrachten kann, welcher die von K. Studnička in seiner neuesten Arbeit (1911 a) in die histologische Nomenklatur eingeführte Bezeichnung „Synexoplasmen" vortrefflich entspricht: „die Exoplasmen sind da zu einer einheitlichen Masse vereinigt, während sich die Endoplasmen in der Gestalt von „Endoplasmazellen" erhalten haben" (a. a. O., S. 231). Die Leydig'schen Zellen scheinen hier „individuelle Exoplasmen" (Studnička) in Gestalt von individualisierten Zellmembranen nicht zu besitzen. Das, was man bisher als abgesonderte, nach Schneider „von Fäden gebildete" (L. d. Hist., S. 472, Hist. Pract., S. 144) Zellmembran betrachtet hat, samt gewöhnlich vorhandenen fibrillären Differenzierungen, halte ich für „zusammenhängende Exoplasmen" sive „Synexoplasmen". Zweifellos stehen sie auch mit dem Zellprotoplasma in enger Verbindung und stellen nicht etwas wesentlich Anderes wie jene vor. Aber wegen der Art und Weise des Auftretens der Fibrillendifferenzierungen sowie aus dem Grunde, weil die Exoplasmen ein untrennbares Ganze bilden, muß ich annehmen, daß sie eine Art einer in minimaler Menge entwickelten Interzellularsubstanz bilden (Anlage der Grundsubstanz). Diese Vermutung halte ich für wahrscheinlich 1) auf Grund der Resultate der Isolationsversuche, 2) weil die vorhandenen Fibrillen und Fasern nicht in einer jeder einzelnen Zelle angehörenden, mit ihr isolierbaren Membran verlaufen, sondern öfters als Gebilde

im Umfange von zwei oder drei Zellen erscheinen. 3) weil größere Komplexe der Leydig'schen Zellen vorkommen (z. B. um den Darmkanal und die Arteria abdominalis superior), welche ganz einheitliche Scheidewände besitzen. (Hier hätten wir also den Fall, wo die fibrilläre exoplasmatische Differenzierung des Cytoplasmas ganz fehlt).

Ich möchte noch die Bedeutung dieses Gewebes als eines stützenden hervorheben, die in der Ausbildung zahlreicher fibrillärer Differenzierungen ihren Ausdruck findet. Wie bekannt, sprach Haeckel (1857) diesem Gewebe jede physikalische Funktion ab: „Nirgends tritt es als Constituens von physikalischen Apparaten auf“ (a. a. O., S. 505); dagegen hebt er dessen Bedeutung für den Stoffwechsel hevor. Frenzel, der dieses Gewebe als „zellig-faseriges“ bezeichnete, verkannte dessen Bedeutung als stützendes Gewebe nicht. Die allgemein bekannten Ansichten Schneider's habe ich schon oben mehrmals geschildert. Im Gegensatz zu seinen Ansichten, daß in den Leydig'schen Zellen fibrilläre Differenzierungen auftreten können, charakterisiert Schaffer (1911) das zellig-blasige Bindegewebe der Dekapoden als „ein echtes Turgorgewebe, dessen zarten Wandungen eine stützende Funktion sicher nur durch den intrazellulären Druck zukommen kann“ (a. a. O., S. 41 und 42). Man kann das vielleicht durch den Umstand erklären, das Schaffer seine Untersuchungen nur an dem den Darmkanal und das Bauchmark umhüllenden, jeder fibrillären Differenzierungen entbehrenden Bindegewebe vorgenommen hat. Auch für Studnička (1911) scheint es keinem Zweifel zu unterliegen, daß dieses Gewebe kein Stützgewebe ist, da er es als ein Beispiel der unrichtigen Bezeichnung von Bindegeweben als „Stützsubstanzen“ anführt (a. a. O., S. 505). Daß diese Ansichten dem wirklichen Sachverhalt nicht entsprechen, darauf dürfte auch das Auftreten der Leydig'schen Zellen II. Ordnung und ihrer äußerst differenzierten Form, welche ich als „fibrilloide Zellen“ bezeichnet habe, hinweisen. Wir finden sie an Stellen, wo größere Druck- oder Zugfestigkeit des Gewebes notwendig ist, nämlich unter den Hypodermiszellen und in größerer Anzahl in diesen Teilen des Darmes, wo sie ein den Kontraktionen der zahlreichen Muskeln entgegenwirkendes Element darstellen (Magen, hinterster Darmabschnitt).

Die bis jetzt gebrauchte Bezeichnung „zellig-blasiges“ Gewebe würde nun nur für jene Partien dieses Gewebes zutreffend sein,

wo keine fibrillären Differenzierungen auftreten. Wo diese vorhanden sind, erscheint die von Frenzel gebrauchte Benennung „zellig-faseriges“ Bindegewebe viel entsprechender, da sie klar ihren Bau, ihr Aussehen und ihre funktionelle Bedeutung wiedergibt.

Die Natur der Fibrillendifferenzierungen läßt sich für jetzt nicht klar bestimmen; diese treten deutlich nur bei Anwendung der Bielschowsky'schen Methode, auch nach Färbung mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin hervor. Neuestens nimmt Grobben (1911) an, daß alle Zellen des Arthropodenkörpers, sowohl die Nerven- als die Muskel- und in erster Reihe die Bindegewebszellen, Substanzen von chitinöser oder verwandter Natur bilden. Er gibt aber dafür, außer den Färbereaktionen mit Eisenhämatoxylin, keine positiven Gründe an. Da sich aber das Chitin mit Eisenhämatoxylin durchaus verschieden färbt, kann dieser Umstand nicht als entscheidend gelten. Mit Rücksicht darauf, daß das Fibrillen von kollagener Natur enthaltende blättrige Bindegewebe aus dem zelligen seinen Ursprung nimmt, erscheint es mir nicht angezeigt, eine spezielle, allgemein gültige Natur der in Geweben aus Leydig'schen Zellen vorhandenen Fibrillen anzunehmen.

Das blättrige Bindegewebe stellt die zweite Gruppe des „Bindegewebes mit weit überwiegender Grundsubstanz“ vor. Es muß hier auch näher besprochen werden, da es zweifellos ein s. g. „echtes Bindegewebe“ darstellt, dessen Vorhandensein bei Krustaceen überhaupt Schneider vollkommen ausschließt. Schon Haeckel hat für diese auch in der Adventicia der Gefäße vorkommende Form des Gewebes bestätigt, daß sie durch Verschmelzung der Bindegewebszellen mit der von ihnen ausgeschiedenen Interzellularsubstanz entsteht, und hob hervor, daß darin auftretende „geformte Elemente“ „nicht wie die Bindegewebskörperchen der Wirbeltiere Zellen, sondern Kerne“ sind (a. a. O., S. 498). Auch Frenzel nimmt an, daß das „faserige“ Bindegewebe aus dem „zellig-faserigen“ entsteht. Er leitet es aber direkt aus den Leydig'schen Zellen des I. Grades ab (für welche wir die im „zellig-faserigen“ Gewebe beschriebenen Zellen halten müssen); er nimmt an, daß in ihnen die Faserdifferenzierungen mehr und mehr zunehmen, und beschreibt Übergangsformen, welche um die Kerne herum noch eine Partie von undifferenziertem Plasma besitzen. Die Anordnung der Fasern ist nach ihm zuerst kreisförmig, und erst, wo eine größere Zugfestigkeit des Gewebes notwendig ist, reihen

sie sich in einer Richtung an. Solche Übergangsformen habe ich nirgends beobachten können und ich glaube annehmen zu dürfen, daß dieses Gewebe durch Verschmelzung der sekundär längsgezogenen Zellen entstanden ist, die zum Teil modifizierte Leydig'sche Zellen des II. Grades darstellen. Während nun die Leydig'schen Zellen unter Aufrechterhaltung ihrer Selbständigkeit ein zusammenhängendes Synexoplasma mit fibrillären Differenzierungen bilden, sind bei dem blättrigen Bindegewebe keine selbständigen Zellen zu unterscheiden, indem sie zur Bildung einer Grundmasse mit Kernen verbraucht werden, in welcher zahlreiche wellig geschwungene Fibrillen verlaufen. Schneider gibt zwar zu, daß die Leydig'schen Zellen des II. Grades so zahlreiche Fibrillen und Fasern entwickeln können, daß das Gewebe „echtem fasrigem Bindegewebe" ähnlich werden kann, er hebt aber als „fundamentalen Unterschied" hervor, „daß sich bei dem Zellengewebe die Faserung vom Zellgerüst ableitet, während sie beim echten Bindegewebe durch fibrilläre Erstarrung einer von den Zellen abgeschiedenen Grundsubstanz ensteht" (L. d. Hist., S. 473; Hist. Pract., S. 146). Es schließt sich hier die Frage nach der allgemeinen Entstehungsart der Bindesubstanzen („extrazelluläres Ergatom" Schneider's) resp. der Bindegewebsfibrillen an. Schneider teilt diesbezüglich die Ansichten Henle's, Ranvier's, Virchow's und Kölliker's indem er die Bindegewebsfibrillen als Differenzierungen, Verdikkungen der primär homogenen Interzellularsubstanz erklärt. Die neueste Histologie (Hansen, Heidenhain, Schaffer, Studnička) nimmt diesbezüglich andere Theorien an, welche mit den alten Schwann'schen, später von Schultze, Boll, Flemming u. a. bestätigten Ansichten übereinstimmen. Diesen Theorien gemäß entstehen die Bindegewebsfibrillen immer ursprünglich als Differenzierungen im Innern der Bindegewebszellen und treten erst sekundär in die Grundsubstanz ein, wo ihre weitere Entwicklung und ihr Wachstum stattfindet. Die Grundsubstanzen stellen nur ektoplasmatische Differenzierungen des Zellenprotoplasmas dar, so daß die sie enthaltenden Gewebe den Charakter eines Syncytiums annehmen (Hansen, Studnička). Die Grundsubstanzen samt den Fibrillen und Fasern bezeichnet man mit Namen wie „metaplasmatische", „paraplasmatische" oder „deutoplasmatische" Substanzen, welche alle darauf hinweisen, daß sie nur metamorphosiertes Protoplasma der Zellen (Cytoplasma) darstellen. Im Hinblick auf diese

in der modernen Histologie angenommenen Theorien, welche sich auf zahlreiche Untersuchungen stützen, erscheint die Schneider'sche Unterscheidung der „echten" und der nicht „echten" Bindegewebe unbegründet. Dasselbe kann für die Bezeichnung des bei Dekapoden vorkommenden Bindegewebes als „allein zelliges" gelten. Schon das „zellig-faserige" Gewebe kann nicht als rein zellig betrachtet werden [1]). Das bei allen von mir untersuchten Formen vorkommende blättrige Bindegewebe halte ich für echtes Analogon der faserigen Gewebe der Wirbeltiere.

Die verästelten Bindezellen, welche wir in der Mitteldarmdrüse und im Myokardium des *Homarus* und *Eriphia* beobachtet haben, stellen ganz den Bindezellen der Wirbeltiere ähnliche Formen vor.

Es sei mir an dieser Stelle vergönnt, dem Direktor des Zoologischen Instituts, meinem hochverehrten Lehrer, H. Prof. Dr. J. Nusbaum, und seinem Assistenten H. Dr. R. Weigl, für die Anregung, Leitung und zuvorkommende Unterstützung, welche mir während der vorliegenden Arbeit zuteil wurde, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

Apáthy St. u. Farkas B. 1906. Beiträge zur Kenntnis der Darmdrüsen des Flußkrebses. Naturwiss. Museumshefte, Bd. I.

Bergh R. S. 1902. Beiträge zur vergleichenden Histologie, III. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Hefte, L. XII, H. (XIX. Bd. H, II).

*Braun M. 1875. Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung des Flußkrebses. Arb. Z. Inst. Würzburg, Bd. 2.

Brock J. 1883. Untersuchungen über die interstizielle Bindesubstanz der Mollusken. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 39.

Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs (Crustacea) 1901.

*Cuénot L. 1893. Études physiologiques sur les Crustacés Décapodes. Arch. d. Biol. T. XIII.

— 1903. L'organe phagocytaire des Crustacés Décapodes. C.-R. Acad. Sc. Paris, T. CXXXVII.

— 1905. L'organe phagocytaire des Crustacés Décapodes. Arch. d. Zool. expérim. et générale, Sér. IV, T. 3.

Deegener P. 1904. Entwickelung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose, I. *Cybister Roeseli.* Zool. Jahrb., Bd. XX.

[1]) Auch Grobben (1911) will nicht das aus Leydig'schen Zellen gebaute Bindegewebe von *Argulus* zum „Zellgewebe" anordnen.

Dezsö B. 1878. Über das Herz des Flußkrebses und des Hummers. Zool. Anz., Nr. 6.
Dogiel J. 1894. Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Herzens. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 43.
*Eberth C. J. 1896. Über den Bau und die Entwickelung der Blutkapillaren, II. Würzburger naturwiss. Zeitschr., Bd. 6.
Frenzel J. 1885. Über den Darmkanal der Crustaceen, nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXV.
Gądzikiewicz W. 1904. Über den histologischen Bau des Herzens bei den dekapoden Krustaceen. Bull. de L'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1904.
Grobben K. 1911. Die Bindesubstanzen von *Argulus*. Arb. des Zool. Inst. Wien.
Haeckel E. 1857. Über die Gewebe des Flußkrebses. Müller's Archiv, 1857.
Holmgren N. 1902. Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den untenliegenden Gewebearten bei Insekten. Anat. Anz., Bd. XX.
— 1910. Über die Muskelinsertionen an das Chitin bei den Arthropoden. Anat. Anz., Bd. XXVI.
Kollman M. 1908. Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des invertébrés. Ann. des Sc. nat. (Zool.), 9 Série, T. VIII.
Leydig F. 1857. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere.
Marchal P. 1892. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. Arch. de Zool. expérim. et générale (2), T. 10.
Plateau F. 1880. Recherches physiologiques sur le coeur des Crustacées Décapodes. Arch. de Biologie, Vol. I.
Rungius H. 1911. Der Darmkanal (der Imago und Larve) von *Dytiscus marginalis* L. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 98.
Schaffer J. 1903. Über das vesikulöse Stützgewebe. Anat. Anz., Bd. XXIII.
— 1911. Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 97.
Schneider K. C. 1902. Lehrbuch der Histologie, Jena.
— 1908. Histologisches Praktikum der Tiere, Jena.
Stecka S. 1903. Przyczynek do anatomii raka rzecznego (*Astacus fluviatilis*). „Kosmos", r. XXVIII.
Studnička K. 1911. Das Gewebe der Chorda dorsalis und die Klassifikation der sogenannten „Stützgewebe". Anat. Anz., Bd. 38.
— 1911a. Über die Bausubstanzen und die Bestandteile des Tierkörpers überhaupt. Anat. Anz., Bd. 39.
Tullberg T. 1882. Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Bd. XIX.
Vitzou A. N. 1882. Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés Décapodes. Arch. de Zool. expérim. et générale.
Wallengren H. 1901. Über das Vorkommen und die Verbreitung der sog. Intestinaldrüsen bei den Dekapoden. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 70.
Weber M. 1880. Über den Bau und die Tätigkeit der sog. Leber der Krustaceen. Arch. mikr. Anat., Bd. 17.

Die mit * bezeichneten Abhandlungen sind mir nur aus Referaten bekannt.

Erklärung der Tafel XL.

Die Zeichnungen 1, 6, 7, 10 wurden mittels des Objektives von Reichert Nr. 6 und Okular Nr. 4, die Zeichnungen 2, 3, 4 und 9 mittels Reichert's homog. Immersionsystems $^1/_{12}$ und Okulars 4, bei Zuhilfenahme eines Abbe'schen Zeichenapparats auf Objekttischhöhe ausgeführt.

Die Photogramme 5, 8, 11, 13 und 14, sind mittels des Objektives von Zeiss Apochromat 4 mm und des Projektionsokulars Nr 4 bei 55 cm Abstand der Mattscheibe vom Okular, also bei einer zirka 400-fachen Vergrößerung, das Photogramm 12 mittels des Objektives von Zeiss Apochromat 2 mm und desselben Okulars bei gleichem Abstand, also bei einer zirka 800-fachen Vergrößerung ausgeführt worden.

Fig. 1. Das Bindegewebe aus der Ösophaguswand von *Astacus fluviatilis*. Leydig'sche Zellen mit fibrillären Differenzierungen (zellig-faseriges Bindegewebe). — Sublimat+Osmiumsäure, Eisenhämatoxylin.

Fig. 2. Das Bindegewebe aus der Magenwand von *Homarus vulgaris*. Längsgezogene „fibrilloide" Zellen. — Carnoy, Eisenhämatoxylin+Eosin.

Fig. 3. Längsgezogene, abgeplattete Zellen aus der Mitteldarmwand von *Homarus vulgaris*; Übergangsform von dem zelligen zum blättrigen Bindegewebe. — Carnoy. Hämalaun nach Rawitz+Van-Gieson's Säurefuchsin-Pikrinsäure.

Fig. 4. Blättriges Bindegewebe aus der Serosa des Mitteldarmes von *Homarus vulgaris* — Carnoy. Eisenhämatoxylin+Eosin.

Fig. 5. (Mikrophotogramm). Blättriges Bindegewebe aus der Serosa des Mitteldarmes von *Portunus puber*. — Bielschowsky'sche Methode.

Fig. 6. Das den Darmkanal des Flußkrebses umgebende Bindegewebe aus Leydig'schen Zellen ohne fibrilläre Differenzierungen. — Sublimat+Osmiumsäure. Eisenhämatoxylin.

Fig. 7. Die die Mitteldarmdrüse des Flußkrebses umhüllende Membran. — Formol-Salpetersäure. Böhmer'sches Hämatoxylin.

Fig. 8. (Mikrophotogramm). Die die Mitteldarmdrüse von *Palinurus vulgaris* umhüllende Membran. — Bouin's Gemisch. Böhmer'sches Hämatoxylin.

Fig. 9. Verästelte Bindezellen aus dem Myokardium der *Eriphia spinifrons*.— Sublimat+Osmiumsäre. Eisenhämatoxylin+Eosin. — M=querdurchschnittene Muskelfasern.

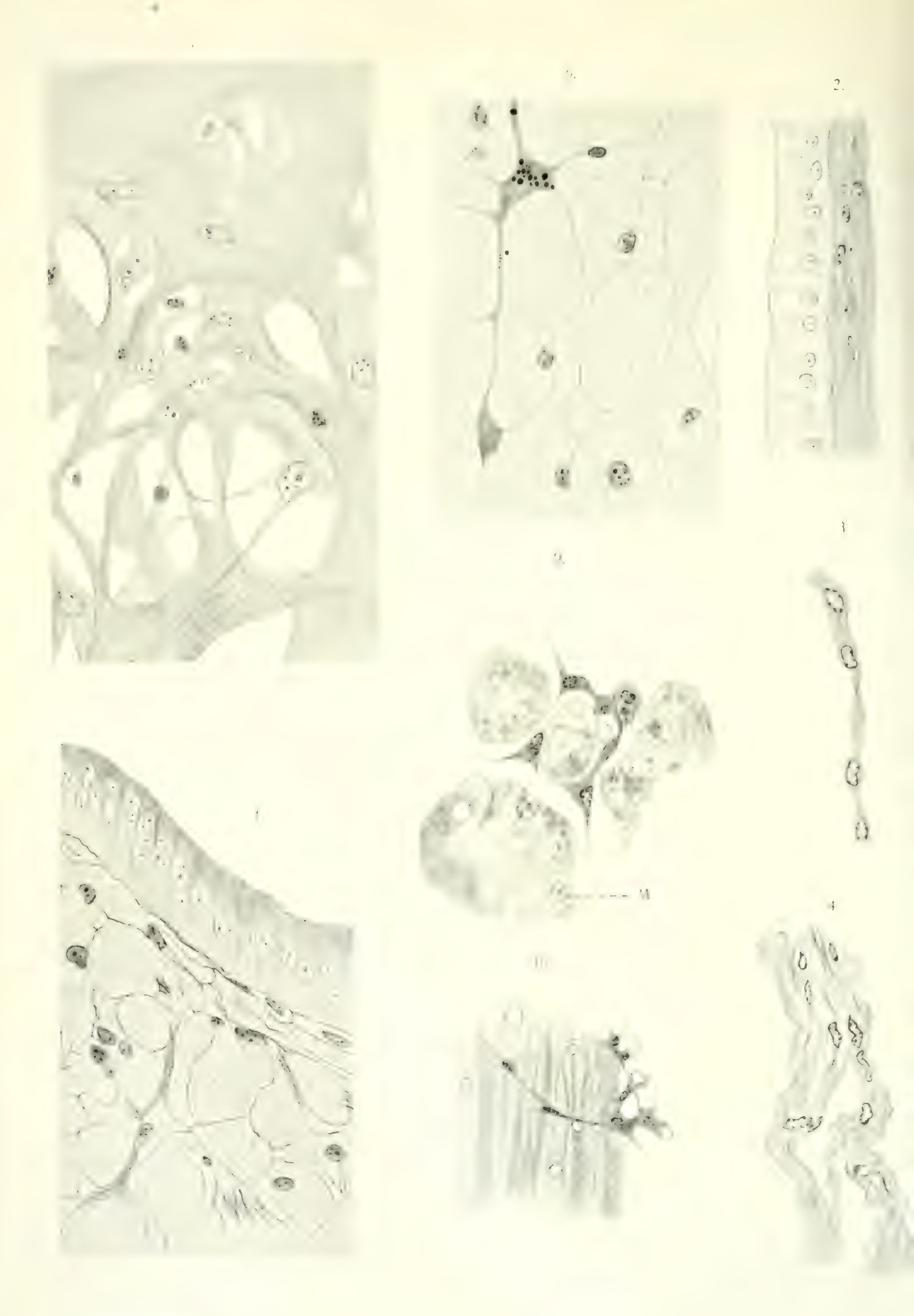
Fig. 10. Verästelte Bindezellen aus dem Myokardium von *Homarus vulgaris*.— Müller-Formol. Hämalaun nach Rawitz+Eosin.

Fig. 11. (Mikrophotogramm). Die bindegewebige Hülle aus der Herzwand von *Portunus puber*. (Zellig-faseriges Bindegewebe).— Bielschowsky'sche Methode.

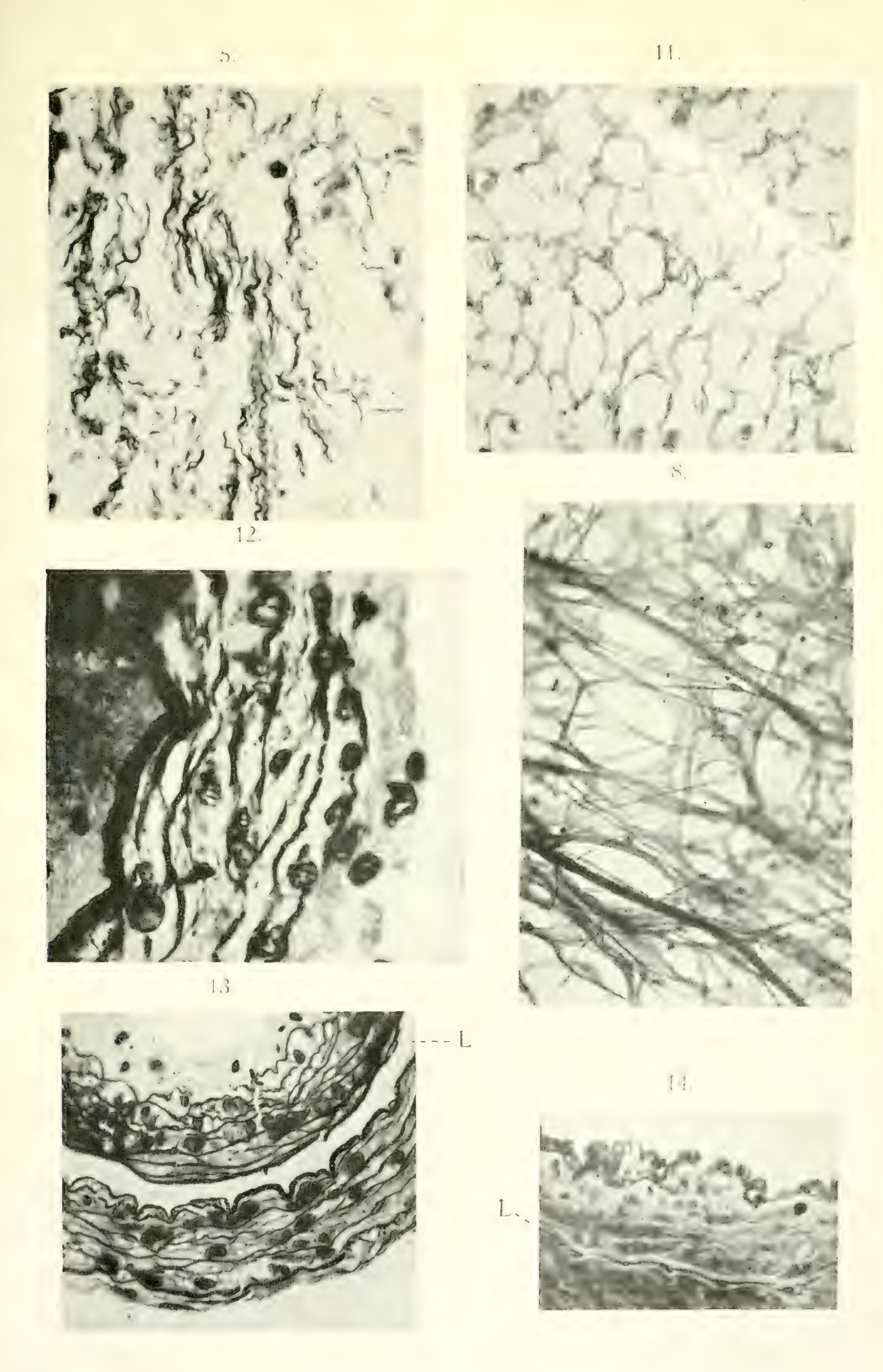
Fig. 12. (Mikrophotogramm). Ausschnitt aus der Gefäßwand von *Astacus fluviatilis*. — Carnoy. Eisenhämatoxylin+Eosin.

Fig. 13. (Mikrophotogramm). Ein Ausschnitt aus dem Gefäß von *Astacus fluviatilis*. — Sublimat+Osmiumsäre. Eisenhämatoxylin+Eosin. — L=Gefäßlumen.

Fig. 14. (Mikrophotogramm). Ein Ausschnitt aus dem Gefäß von *Homarus vulgaris*. — Bielschowsky'sche Methode. — Die Gefäßwände sind obliteriert. L=Lumen.



S. Małaczyńska.


5.
11.
8.
12.
13
L
14
L

Fauna zimowa trzech jezior tatrzańskich. — Die Winterfauna dreier Tatra-Seen.

Mémoire

de M. S. MINKIEWICZ,

présenté par M. M. Siedlecki m. c. dans la séance du 1 Juillet 1912.

Untersuchungen über die Winterfauna von drei Tatra-Seen, u. zw. des Zadni Toporowy-Sees (1095 m ü. d. M.), des Fischsees (1404 m) und des Meerauges (1584 m) unternahm ich (gemeinsam mit Dr. L. Sawicki, der sich mit der Erforschung der physikalischen Verhältnisse dieser Seen beschäftigte) im Laufe von zwei Wintern, vom 3. II. bis zum 8. II. 1910 und vom 28. XII. bis zum 30. XII. 1910.

Die Anregung zu diesen Winterforschungen gab Prof. Dr. A. Wierzejski, der schon seit einigen Jahren junge Arbeitskräfte in dieser Richtung aneiferte, jedoch bisher ohne Erfolg. Im Jahre 1908 wurde auf seine Veranlassung zur Winterzeit am Abflusse des Fischsees ein Fang unternommen, über dessen Resultate ich hier berichten will. 1909 hieb der Sohn des damaligen Hotelpächters am Fischsee mehrere Eislöcher ein, doch der Fang mißlang. Als nun Prof. A. Wierzejski den Vorschlag machte, ich möchte mich dieser Untersuchungen annehmen, und aus der Osławski'schen Stiftung ein Stipendium zur Deckung der Kosten erwirkte, ging ich darauf gern ein. Mein Ausflug in das Tatragebirge ist nicht als eine wissenschaftliche Expedition anzusehen, schon in Anbetracht der recht bescheidenen Mittel sowie auch der sehr kurzen Zeit. Das sehr launenhafte Klima erschwerte ja die Forschungen und oft waren sie unmöglich, wenn ich gerade freie Zeit hatte. Es handelte sich also vorderhand vor allem um Probeuntersuchungen und Erforschung der Verhältnisse und Schwierigkeiten, um später einmal unter günstigeren Umständen die wissenschaftliche Arbeit planmäßig durchzuführen.

Zur Zeit meiner Forschungen waren alle drei oben aufgezählten Seen mit einer ziemlich dicken Schneeschichte bedeckt; zwischen der Schnee- und der Eisdecke befand sich in allen Seen eine mehr oder weniger tiefe (bis 40 cm) Wasserschichte, so daß man, um an das eigentliche Seewasser zu gelangen, schwer genug, bei starkem Froste (Dezember 1910) oder Schneewetter (Februar 1910) arbeiten mußte. Um nach Einhauen von Eislöchern Planktonforschungen bequem und mit Erfolg durchzuführen, hätte man auf dem Eis eine Art transportables Zelt errichten müssen, doch daran war bei den bescheidenen Mitteln nicht zu denken.

Diese Umstände konnte ich nicht unerwähnt lassen, um gewisse Lücken meiner Arbeit zu rechtfertigen. Sie möge als erste Mitteilung über diese Fauna der Tatraseen, die in völligem Dunkel und bei niedriger Temperatur unter Eis noch genügende Lebensbedingungen findet, betrachtet werden.

Physikalische Verhältnisse der durchforschten Seen.

1) Zeit des Gefrierens und Auftauens.

	Seen	Zeit d. Gefrierens	Zeit des Eisbrechens		d. See vom Eis befreit
		1910	1910	1911	1911
1.	Toporowy-See	Mitte XI	Ende IV	26. IV.	9. V.
2.	Fischsee . .	gegen Mitte XI	genau nicht festgestellt	gegen 1. V.	4. VI.
3.	Meerauge .	erste Hälfte XI	Ende V	genau nicht festgestellt	

Die Zeitpunkte des Gefrierens und Auftauens der Seen konnten nicht genau festgestellt werden. Zur Orientierung mögen folgende Angaben dienen. Der Toporowy-See war 1910 Ende Oktober (30. X.) am Ufer mit einer dünnen Eiskruste bedeckt, im Frühlinge (in den ersten Apriltagen) noch auf seiner ganzen Oberfläche fest gefroren. In Anbetracht der alljährlichen Temperaturschwankungen kann man, ohne größeren Fehler zu begehen, annehmen, daß der See Ende April auftaut und in der zweiten Hälfte des Novembers zufriert.

Der Fischsee war im J. 1910 am 15. XI. zugefroren; doch anfangs Dezember schwand unter dem Einfluß warmer Föhnwinde die noch dünne Eisdecke gänzlich, und der See fror erst in der zweiten Hälfte des Monats neuerdings zu. Am 29. XII. dieses Jahres war das Eis in der Mitte kaum 6 cm dick.

Die Gefrier- und Auftauungszeit des Meerauges wurde noch weniger präzis festgestellt. Am 1. XI. 1910 war der See nicht zugefroren; die Temperatur des Wassers betrug an der Oberfläche 4·0° — 4·1° C.; in Anbetracht dessen, daß der nahegelegene, 200 m tiefer liegende Fischsee gegen den 15. XI. zufror, kann man mit geringem Fehler dasselbe Datum auch für das Meerauge annehmen.

Die Auftauungszeit dieses Sees kommt ziemlich spät. Nach dem Winter 1909/10 war noch in der ersten Junihälfte (am 8. VI. 1910) ein Drittel der Wasserfläche mit dicken Eisschollen bedeckt. Im J. 1911 schwammen auf dem Wasser noch in der ersten Hälfte des Augusts kleinere Eisschollen umher. Durchschnittlich also bleibt das Meerauge 7—7½ Monate mit Eis überzogen.

2) Die Wassertemperatur.

In der Tiefe	Toporowy-See		Fischsee		Meerauge	
	Seetiefe: 5·6 m		Seetiefe: 53·5 m		Seetiefe: 84·0 m	
	Februar	Dezember	Februar	Dezember	Februar	Dezember
5 m	4·0°	4·0°	1·8°—2·1°	1·77°—1·88°	3·15°	2·00°
15 m	—	—	3·0°—3·2°	2·15°	3·45°	2·28°
30 m	—	—	3·5°—3·6°	2·25°—3·00°	3·50°	2·35°

3) Die Schnee- und Eismächtigkeit (in Metern).

See	Schneedicke		Eisdicke	
	Februar	Dezember	Februar	Dezember
Toporowy-See	0·45	0·30 – 0·40	0·35 – 0·50	0·16
Fischsee . .	0·60 – 0·70	0·20 – 0·30	0·35 – 0·45	0·06—0·10
Meerauge .	0·95 - 1·00	0·30	0·60 – 0·80	0·26

Biologischer Teil.

Fast jeder Planktonfang, teilweise auch Fänge litoraler Formen geschah in Eislöchern von zirka 0·50—0·75 m Durchmesser; eine Ausnahme bildeten die Fänge aus dem nichtzufrierenden Fischsee-Abflusse sowie auf einer geringen Fläche bei der Mündung des Abflusses aus dem Meerauge in den Fischsee.

Beim Fang bediente ich mich des qualitativen Planktonnetzes der Firma A. Zwickert in Kiel (Nr. 14 der Müller'schen Gaze) sowie des quantitativen Netzes (nach Hensen's Muster) aus dünner Gaze (Nr. 20); im Dezember 1910 wurde beim Tieffange das Schließnetz verwendet.

Systematisches Verzeichnis der Fauna.

I. Die im Winter d. J. 1908 gesammelten und von Prof. A. Wierzejski bestimmten Arten:

1. *Vorticella sp.*
2. *Asplanchna priodonta* Gosse.
3. *Polyarthra platyptera* Ehrb.
4. *Anuraea aculeata* Ehrb.
5. *Notholca longispina* Kellicott.
6. *Bosmina longirostris* O. F. Müll.? ♀♀, ♂♂ und zahlreiche Ephippien.
7. *Canthocamptus minutus* Cls.?
8. Dipteren-Larven.

II. Die im Winter 1909/10 und 1910/11 gefundenen Organismen.

(Sieh Tab. Seite 837).

Aus dem Vergleiche der Arten [1], die in den untersuchten Seen während der Winterzeit gefunden wurden, mit den Ende Sommer oder am Anfange des Herbstes gefundenen folgt, daß im Toporowy-See die Hälfte der Sommerarten auch zur Winterzeit erhalten bleibt, im Fischsee fast drei Viertel und im Meerauge fast die Hälfte (5/11).

[1]) Mit Ausschluß der Rotatorien, die überwiegend Litoralformen sind und als solche nicht leicht festgestellt werden können; eine genaue Uferdurchforschung erheischt längeres Verbleiben an jedem See, da an den Ufern zahlreiche Eislöcher gemacht werden müßten.

		Toporowy-See		Fischsee		Meerauge	
		1909 II	1910 XII	1909 II	1910 XII	1909 II	1910 XII
1.	*Floscularia mutabilis* Bolton	–	–	+	+	–	–
2.	*Asplanchna priodonta* Gosse	–	–	+	+	+	+
3.	*Synchaeta pectinata* Ehrb.	+	+	+	+	–	–
4.	*Polyarthra platyptera* Ehrb.	–	–	+	+	+	+
5.	*Anuraea aculeata* Ehrb.	+	+	+	+	+	+
6.	*Notholca longispina* Kellicott	–	–	+	+	–	–
7.	*Chaetogaster diastrophus* Gruithuisen [1]	–	–	+	–	–	–
8.	*Daphnia pulex* De Geer var.	–	–	–	–	+	+
9.	*Daphnia longispina* var. *caudata* Sars	+	+	–	–	–	–
10.	*Daphnia longispina* O. F. Müll. var.	–	–	+	–	–	–
11.	*Bosmina longirostris* O. F. Müll. var.	–	–	+	+	–	–
12.	*Acroperus harpae* Baird.	–	–	+	+	–	–
13.	*Acroperus harpae* Baird. var. *frigida* Ekman.	–	–	+	–	–	–
14.	*Alona quadrangularis* O. F. Müll.	–	+	–	–	–	–
15.	*Chydorus sphaericus* O. F. Müll.	–	+	–	–	–	–
16.	*Cyclops fuscus* Jurine	–	–	+	–	–	–
17.	*Cyclops albidus* Jurine	–	+	–	–	–	–
18.	*Cyclops strenuus* Fischer	–	–	–	–	+	+
19.	*Cyclops vernalis* Fischer	+	+	–	–	+	+
20.	*Cyclops viridis* Jurine	–	–	+	+	–	–
21.	*Cyclops serrulatus* Fischer	+	+	+	+	+	–
22.	*Canthocamptus Wierzejskii* Mrázek	–	–	+	–	–	–
23.	*Canthocamptus Hoferi* Douwe?	–	–	+	–	–	–
24.	*Canthocamptus Zschokkei* Schmeil.	–	–	+	–	–	–
25.	*Diaptomus denticornis* Wierz.	+	+	–	–	–	–
26.	*Heterocope saliens* Lilljeb.	–	+	–	–	–	–
27.	*Macrobiotus macronyx* Duj.?	–	+	+	–	–	–
28.	*Corixa cavifrons* Thms.	+	+	–	–	–	–
29.	*Agabus bipustulatus* L.	–	–	–	–	+	–

[1]) Außer den angegebenen Arten wurde im Winter 1910 noch 30) *Nais communis* Piguet gefunden, und zwar im Sandboden nahe bei dem Abfluß des Fischsees.

Ein Teil der Arten, die während beider Winterforschungen nicht gefunden wurden, überwintert nicht; das Fehlen der übrigen ist entweder durch Zufall oder durch Ungenauigkeit der Untersuchungen verursacht; deshalb ist es schwer zu sagen, ob gewisse Arten (vornehmlich diejenigen, welche auch im Sommer nicht in größerer Anzahl auftreten) im Winter erhalten bleiben oder zugrunde gehen.

Zu den nicht überwinternden Arten zähle ich zwei Crustaceen (offenbar Reliktenformen) aus dem Fischsee und Meerauge: *Holopedium gibberum* Zadd. und *Polyphemus pediculus* Linné. Die in vielen Seen Nordschwedens und der Alpen nicht überwinternden Arten: *Diaptomus denticornis* Wierz. und *Heterocope saliens* Lilljeb. werden im folgenden in den vergleichenden Bemerkungen über die einzelnen Arten ihre Besprechung finden. Ich glaube, sie überwintern nicht. Was die typische Crustaceenfauna des Litoralgebietes aus der Cladocerengruppe anbelangt, muß bemerkt werden, daß sie mit der Wintersaison quantitativ im allgemeinen auf das äußerste Minimum heruntersinkt; möglich ist es also, daß litorale Arten (z. B. im Toporowy-See), wie *Simocephalus vetulus* O. F. Müll., *Simocephalus exspinosus* Koch, *Iliocryptus sordidus* Lievin, *Streblocerus minutus* Sars, *Acroperus harpae* Baird, verschiedene Arten der Gattung *Alona*, *Alonella excisa* Fischer, *Peracantha truncata* O. F. Müll. und *Chydorus sphaericus* O. F. Müll. entweder nur in wenigen Exemplaren den Winter überdauern, indem sie sich am Ufer an etwas tieferen Stellen aufhalten, wo noch Algen, wenn auch nur in geringer Anzahl vegetieren und wo das Wasser nicht bis an den Grund gefriert, oder ungefähr um die Mitte des Tatrawinters — Ende Februar, Anfang März — zugrunde gehen. (Folgende Arten: *Alona quadrangularis* O. F. Müll. und *Chydorus sphaericus* O. F. Müll. habe ich in einigen Exemplaren im Toporowy-See im Dezember gefunden — und 3 Exemplare von *Acroperus harpae* Baird var. *frigida* Ekman im Fischsee im Februar; *Iliocryptus sordidus* Lievin kam in einer Bodenprobe vom 21. I. 1912 vor; in demselben Jahre fand ich in den ersten Märztagen *Chydorus sphaericus* O. F. Müll. in zwei bedeutend höher gelegenen Seen: 1628 m, im Gąsienicatale). Festgestellt habe ich also das Überwintern für zwei Arten des Toporowy Sees: *Iliocryptus sordidus* Liev. und *Chydorus sphaericus* O. F. Müll., sowie für zwei Arten des Fischsees: *Acroperus harpae* Baird var. *frigida* Ekman und *Acroperus harpae* Baird.

Was andere Arten betrifft, kann man die Frage keineswegs als in der einen oder der anderen Richtung entschieden betrachten.

Die Cyclopidenfamilie lebt in der Mehrzahl ihrer Arten den ganzen Winter hindurch.

Die Art *Cyclops albidus* Jurine kam zwar in Februarproben nicht vor, doch war höchstwahrscheinlich die Zahl der Eislöcher zu gering. (Anfangs März l. J. fing ich diese Art im Toporowy-See in mehreren Exemplaren, ebenso wie die ihr ziemlich nahestehende Form: *Cyclops fuscus* Jurine).

Ganz Ähnliches läßt sich über die der Winterfauna des Fischsees mangelnden Organismen sagen: die im Sommer und Herbst vorkommenden Formen, *Alona quadrangularis* O. F. Müll., *Alona affinis* Leydig, *Alona guttata* Sars. Aus der Übersichtstabelle der Fischsee-Fauna erkennt man aber, daß beim Ausfluge im Dezember 1910 ziemlich viele Arten nicht vorgefunden wurden, die im Februar des vorigen Winters festgestellt worden waren, wie *Chaetogaster diastrophus* Gruithuisen, *Daphnia longispina* O. F. Müll. var., *Acroperus harpae* Baird var. *frigida* Ekmann, *Canthocamptus Wierzejskii* Mrázek, *Canthocamptus Hoferi* Douwe?, *Canthocamptus Zschokkei* Schmeil und *Macrobiotus macronyx* Duj.? Viele der angeführten Arten (*Chaetogaster diastrophus* Gr., alle *Canthocamptus* und *Macrobiotus macronyx* Duj.?) sind im Schlamme lebende Bodenformen. Da ich nur einen Tag am Fischsee im Dezember zubringen konnte, war ich nicht imstande, eine größere Anzahl Löcher ins Eis zu hauen, um den Schlamm ganz genau zu durchforschen, so daß vielleicht deshalb die angegebenen Arten nicht gefunden wurden. Da aber die Bodenformen größtenteils perennieren, kann man mit Recht auch die im Dezember nicht aufgefundenen Arten als überwinternd ansehen.

Über die Arten: *Daphnia longispina* O. F. Müll. var. und die drei genannten Arten der Gattung *Alona* vermag ich in bezug auf das Überwintern in Ermangelung diesbezüglicher Daten nichts auszusagen.

Die über den Fischsee gemachten Bemerkungen gelten auch für das Meerauge. Es fehlen im Winter folgende Arten: *Acroperus harpae* Baird, *Alona quadrangularis* O. F. Müll., *A. affinis* Leydig, *Chydorus sphaericus* O. F. Müll. Die im Dezember 1910 vermißten Arten: *Cyclops serrulatus* Fischer und *Agabus bipustulatus* L. kamen in den wenigen Eislöchern auf diesem für Winterforschungen schwer

zugänglichen See, wie ich glaube, nur zufällig nicht zum Vorschein. (*Cyclops serrulatus* Fischer kam in anderen Seen — wie in einigen im Februar und März d. J. untersuchten Gąsienica-Seen, *Agabus bipustulatus* L. zur selben Zeit im Grünen Gąsienica-See vor, woraus ich den Schluß ziehe, daß diese Arten auch in den von mir genauer untersuchten Seen überwintern).

Biologische Bemerkungen über die einzelnen Arten und vergleichende Betrachtungen hinsichtlich des Auftretens dieser Arten in den Alpen und in Nordschweden.

Rotatoria.

1. *Floscularia mutabilis* Bolton. In geringer Anzahl gefunden im Abfluß des Fischsees und an vom Ufer entlegeneren Punkten des offenen Wassers bei beiden Forschungen. In Tieflandseen ist es eine überwinternde Art.

2. *Asplanchna priodonta* Gosse. Im Dezember bildete diese Art im Fischsee quantitativ einen wichtigen Bestandteil des pelagischen Planktons; im Februar des vorigen Jahres war sie so wenig zahlreich, daß auf drei Proben aus einer Tiefe von 0 bis 32 m kaum 28 Individuen entfielen. Im Meerauge begegnete ich im Auftreten von *Asplanchna priodonta* denselben Verhältnissen, jedoch mit dem Unterschiede, daß sie im Dezember in geringerer Menge als im Fischsee auftrat (bedingt durch zeitigeres Herbstmaximum dieser Art im Meerauge). In nicht so hoch gelegenen Bergseen erscheint *Aspl. priodonta* im Laufe des Winters verhältnismäßig zahlreich, erreicht sogar in dieser Jahreszeit ihr Maximum; bemerkt hat es V. Brehm in einigen Seen Nordtirols (z. B. Piburger See, 915 m); für den Achensee (930 m) fand derselbe Forscher das Jahresmaximum der Art in spätem Winter (März, April). In dem Vierwaldstätter See beobachtete G. Burckhardt das Jahresmaximum Ende Jänner. In höher gelegenen Alpenseen ist das Maximum des Auftretens dieses Rotators merklich gegen den Herbst verschoben, so daß unsere zwei Seen diesbezüglich den hoch gelegenen Alpenseen gleichen.

3. *Synchaeta pectinata* Ehrb. erschien im Toporowy- und im Fischsee im Dezember des Winters 1910/11 zahlreicher als im Februar des vorigen Winters; im Toporowy-See entfielen in der ersten Dezemberprobe aus 0—4 m Tiefe auf zirka 190 l Wasser

durchschnittlich 15 Individuen, im Februar in ebensolcher Wassermenge waren in mehreren Proben kaum je paar Exemplare zu finden.

Viele Planktonforscher halten diese Art für eine Winterform. So ist es nach Amberg im Katzensee; im Züricher See kommt die Art im Sommer sehr selten vor. Anders verhält sich die Art in hoch gelegenen Seen: im Lago della Crocetta (Bernina-Alpen, 2306 m) wurde sie von Huber sporadisch schon im Oktober gefunden. Zwar fällt im Fischsee das Jahresmaximum der Art nicht in den Winter, doch verhält sie sich in den zwei behandelten Tatraseen anders als in dem erwähnten Alpen-Hochsee.

4. *Polyarthra platyptera* Ehrb. Ziemlich häufig während beider Untersuchungen im Fischsee (in etwas größerer Anzahl im Dezember); weniger häufig im Meerauge; auf zirka 300 l Wasser (aus einer Tiefe von 0—6 m) entfielen in diesem See nur 8 Individuen.

In den Seen der Voralpen erreicht die Individuenanzahl von *Polyarthra platyptera* im Winter ihr jährliches Minimum, wie z. B. im Vierwaldstättersee. Im Piburgersee traf man dieses Rädertier auch im Winter (nach V. Brehm's Forschungen), aber in beträchtlich geringerer Menge als im Sommer. In den Montigler Seen (500—510 m, in Südtirol) fand Huber diese Art im Winter nur sporadisch; dagegen ist im tiefgelegenen Lac d'Annecy (446 m, département de la Haute-Savoie) *Polyarthra platyptera* nach M. Le Roux eine Winterform. In dem schon zitierten Lago della Crocetta lebt diese Art bis zum Dezember.

Auch bei *Polyarthra platyptera* ist also das jährliche periodische Auftreten anders als in den Alpenseen.

5. *Anuraea aculeata* Ehrb., im Toporowy-See häufiger im Februar des Winters 1909/10 als im Dezember des folgenden Winters (in jedem Fange aus 0—5 m Tiefe zählte ich einige Dutzend Exemplare, dagegen im Dezember in einigen ganz gleichen Fangproben kaum einige). Im Sommer habe ich *Anuraea aculeata* nicht gefangen und, sofern ich auf Grund des in meinem Besitze befindlichen Materials vom Frühling und Sommer (Juni, Juli, August und September) schließen darf, tritt die Art vom Dezember bis zum Mai auf. *Anuraea aculeata* var. *curvicornis* Ehrb. ist die Sommerform dieser Art.

Dasselbe ist auch in bezug auf die quantitativen Erscheinungsverhältnisse der genannten Art über den Fischsee zu sagen, wo im

Februar *Anuraea aculeata* Ehrb. quantitativ die erste Stelle nach der in Hunderten von Individuen (beim Abfluß des Sees) auftretenden *Notholca longispina* Kell. einnahm. Im Meerauge war die Art beide Male gleich selten, jedoch häufiger im Dezember (im Februar fand ich in der Tiefe von 0 bis 6 m kaum 6 Individuen)

In den Seen der Voralpen fällt das Maximum des Auftretens von *Anuraea aculeata* nicht in dieselbe Zeit, ja in einigen erscheint sie als Winter-, in anderen als Sommerform; in den höher gelegenen tritt sie im Spätherbste oder im Vorwinter (unter Eis) am zahlreichsten auf. Im Rachilsee (2230 m, in Graubünden) erreicht diese Art nach C. Klausener ihr Jahresmaximum im Oktober (Temp. des Wassers + 2° C.). Nach I. Thomann und W. Bally trat im Arnensee (1538 m, Bern) *Anuraea aculeata* am zahlreichsten im November unter Eis auf, und zwar beim Fange aus bedeutenden Tiefen.

Die quantitativen Verhältnisse dieser Art im Winter im Fischsee sollten noch eingehender studiert werden; die spärlichen Fänge im Dezember erlauben bis jetzt keine sicheren Schlüsse. Man könnte eher die quantitativen Verhältnisse im Meerauge als maßgebend betrachten, denn in diesem See trat *Anuraea aculeata* im Dezember zahlreicher als im Februar auf; das Jahresmaximum von *A. aculeata* fällt in diesen zwei Seen, wie auch in den hochgelegenen Alpenseen, wahrscheinlich in den Frühwinter.

6. *Notholca longispina* Kellicott. In dem Fischsee ist diese Art eine ausgesprochene Winterform; Prof. A. Wierzejski, welcher den See zu wiederholten Malen im Sommer durchforschte, hat sie nicht gefunden, sondern entdeckte sie zum ersten Male an der Abflußstelle des Sees erst im J. 1908, im Dezember. E. v. Daday gibt sie zwar aus diesem See (August 1894) an, erwähnt aber nichts über die Häufigkeit oder Seltenheit ihres Auftretens. Im J. 1910 fand ich sie Mitte September (Wassertemper. 8 – 9° C.) in sehr wenigen Exemplaren; noch im Oktober erschien sie nur sporadisch, im Dezember konstatierte ich schon eine bedeutende Zunahme und im Februar die maximale Entwicklung. Während einer Stunde gelangten im Abfluß des Sees in das Netz so viele Rotatorien, daß sie einen Raum von 8 mm³ einnahmen; darunter fanden sich Hunderte von *Notholca longispina*, sehr viele Exemplare von *Anuraea aculeata*; weniger zahlreich waren *Synchaeta pectinata* und *Polyarthra platyptera*, selten *Asplanchna priodonta* und *Floscularia mutabilis* zu treffen.

In den niedrig gelegenen Alpenseen gehört *Notholca longispina* vorwiegend zu den Sommerrotatorien; im Neufchâteler See wird sie am zahlreichsten im Juni und Juli angetroffen; im Vierwaldstätter See fällt das Maximum in den August; ebenso im Achensee. Anders verhält sich die Art in höher gelegenen Gebieten. In den Lunzer Seen (607—1117 m, Niederösterreich) fand F. Ruttner diese Art zahlreich unter Eis (vom Dezember bis zum März). V. Brehm gibt an, daß sie in der Gruppe der Sellrainer Seen (Vorder-Finstertaler See, 2235 m, Lauterer See, 2400 m; Nordtirol) im Sommer nicht zahlreich auftritt. Im Lago della Crocetta beginnt *Notholca longispina* erst im September (Wassertemp. 12° C.) zahlreicher das Plankton zu bevölkern, vom Oktober (unter Eis) wird sie zur dominierenden Form und ist es noch im Jänner; im Februar (20. II.) wurde sie von Huber nicht mehr gefunden.

In den Seen des Tieflands überwintern sehr viele Rotatorienarten. Lauterborn behauptet, keine Art angeben zu können, deren Erscheinen ausschließlich dem Winter zukäme, doch fügt er die Bemerkung hinzu, gewisse Arten, besonders von der Gattung *Notholca*, seien in der kälteren Jahreszeit häufiger. Aus der Arbeit von Prof. A. Wierzejski: „Die Rotatorien Galiziens“ ergibt sich der Schluß, das zahlreichere Erscheinen der fünf hier besprochenen Arten (mit Ausnahme von *Notholca longispina* Kell., die bis heute für Galizien nicht angeführt wurde) falle in die Sommermonate. Im Janower Teich bei Lemberg sind (nach J. Faczyński) *Synchaeta pectinata* und *Polyarthra platyptera* im Dezember wenig häufig, *Anuraea aculeata* wird nur einzeln angetroffen und *Asplanchna priodonta* verschwindet aus dem Plankton mit der Winterszeit. *Anuraea aculeata* geht zur Winterzeit nach O. Zacharias' Forschungen im Plön-See ein; doch in dem Nachbarsee „Edeberg“ lebt die Art auch im Winter; andere in den drei Tatra-Seen während des Winters angetroffene Rotatorien sind von demselben Forscher viele Winter hindurch im Edebergsee zahlreich eingefangen worden.

Crustacea.

Cladocera.

1. *Daphnia pulex* De Geer var.[1]). Die Individuen dieser Art vom Februar 1910 differierten im äußeren Baue von den im Som-

[1]) Die in Rede stehende *Daphnia* wurde zum ersten Male von Prof. A. Wie-

mer und Herbst des vorigen Jahres (1909) gefangenen; ebensolche Differenzen beobachtete ich auch bei einem Teile der im Winter 1910 (Dezember) eingefangenen Exemplare. Diese Unterschiede betreffen die Höhe der Schale, die Form des oberen und des unteren Randes derselben, sowie die untere Kopfkante. Alle im Februar eingefangenen Exemplare hatten eine purpurne Färbung; das Pigment trat in zahlreichen Fettkügelchen auf, die besonders dicht beim Verdauungstraktus gelagert waren. In einigen Eislöchern brachte mir der Fang aus verschiedenen Tiefen nur Weibchen ohne Eier ein. Während der Dezemberuntersuchungen erschienen nur Weibchen, und zwar von zweierlei Bautypus: die einen ganz ähnlich den Formen vom Februar des vergangenen Winters (solche gab es nicht viele), die anderen fast farblos, gedunsen, mit mehr konkaver unterer Kopfkante; diese Form war bedeutend zahlreicher; fast alle Weibchen dieses zweiten Bautypus hatten Dauereier. Am zahlreichsten waren diese Daphnien in der Seemitte (Meerauge), nahe der Wasseroberfläche

D. pulex De Geer var. erschien häufiger im Februar als im Dezember des folgenden Winters. Beim ersten Februarfange aus einer Tiefe von 0—6 m (auf zirka 300 l Wasser) entfielen auf das gesamte Plankton 1·7 cm³. Darin zählte ich:

Polyarthra platyptera Ehrb. . . .	8	Stück
Anuraea aculeata Ehrb.	6	"
Daphnia pulex De Geer var. . . .	280	"
Cyclops strenuus Fischer	460	"
Cyclops vernalis Fischer	4	"
Cyclops serrulatus Fischer	15	"
Nauplius C-is strenui	42	"

Ich kann keine vergleichende Übersicht über diese *Daphnia* in den Bergseen anderer Länder anführen, denn sie fehlt in den zur

rzejski (vgl. Nr. 22 des Literaturverzeichnisses) als *Daphnia pennata* O. F. Müll. angegeben, u. zw. mit der Bemerkung, daß es sich nur um eine lokale, von dem Typus mehr als die übrigen in der Tatra beobachteten Formen verschiedene Varietät der *Daphnia pulex* handelt. Da es sich herausstellte, daß *Daphnia pennata* nur eine Frühlingsform von *Daphnia pulex* De Geer ist, bezeichne ich diese Form in meinem Artenverzeichnis als eine Varietät von *D. pulex*.

Spätere Angaben mehrerer Forscher (Wierzejski, Richard, Stingelin) scheinen dafür zu sprechen, daß *Daphnia pennata* eine sehr nahe mit der *D. pulex* var. *helvetica* Stingelin, aus den hochgelegenen Alpenseen, verwandte Varietät darstellt.

Winterszeit untersuchten Alpenseen. C. Klausener fand in den s. g. Blutseen der Rhätischen Alpen eine andere Varietät der *D. pulex* De Geer, nämlich var. *obtusa* Kurz; überall aber endigte, wie dieser Forscher angibt, der Artzyklus mit der Bildung von Dauereiern im Herbste, wornach, knapp vor dem Einfrieren der Seen, die Art ganz aus dem Plankton schwand. *D. pulex* De Geer var. *obtusa* lebt auch in den Tatra-Seen (Dwoiściaki im Gąsienica-Tale), doch verhält sich hier die Jahresentwicklung anders als bei derselben Varietät in den Alpen. Ende Sommer und im Herbste macht sie die Periode der geschlechtlichen Fortpflanzung durch, geht aber im Winter nicht zugrunde. Im lauf. J. (am 28. u. 29. II.) fing ich diese Art massenhaft in einem der Dwoiściaki-Seen unter dickem Eis; unter zahlreichen Weibchen ohne Eier fand ich wenige mit Dauereiern.

Allgemein ist bei den Planktologen die Ansicht verbreitet, das Überwintern solcher Arten, wie pelagische Cladoceren, gehe Hand in Hand mit ihrer Tendenz zum Verluste der geschlechtlichen Vermehrung (s. g. Azyklie). Ich muß also betonen, daß die beiden in Rede stehenden Tatra-Daphnien, sowie die gleich unten zu besprechende in dieser Hinsicht sich abweichend verhalten, da sie, ohne im Winter einzugehen, die Fähigkeit der zyklischen Vermehrung nicht einbüßen (monozyklisch sind).

2. *Daphnia longispina* O. F. Müll. var. *caudata* Sars kommt zur Winterzeit im Toporowy-See ungemein zahlreich vor; im Laufe beider Winter habe ich keine deutlicheren Quantitätsunterschiede wahrgenommen. Überhand nahmen sowohl im Februar als auch im Dezember Weibchen ohne Subitaneier; auf Hunderte von Exemplaren gab es nur einige mit Dauer- und Subitaneiern; Männchen waren sporadisch noch im Februar zu finden; im Dezember des folgenden Jahres war ihre Zahl bedeutend größer. Zur Illustration der quantitativen Verhältnisse des Auftretens im Winter mögen folgende Durchnittsdaten dienen. In einem Fange aus 0—4 m Tiefe (zirka 190 l Wasser), in welchem das gesamte Plankton 10 mm^3 betrug, fanden sich:

Synchaeta pectinata Ehrb. . . .	15 Stück
Daphnia longispina O. F. Müll. var. *caudata* Sars.	♀♀: 465; ♂♂: 18; juv.: 695.
Cyclops vernalis Fischer	♀♀: 25; ♂♂: 15; juv.: 15.
Diaptomus denticornis Wierz. . .	♀♀: 40; ♂♂: 145.
Heterocope saliens Lilljeborg . .	♀♀: 3.

Die bedeutende Menge junger Daphnien im Dezember weist darauf hin, daß noch im Anfange des Winters parthenogenetische Vermehrung neben geschlechtlicher stattfindet, welch letztere in dieser Zeit wahrscheinlich ihr Ende findet; im Februar des vorhergehenden Winters kamen junge Individuen dieser Daphnia nur sporadisch vor.

Erwachsene Winterindividuen der in Rede stehenden Art unterscheiden sich von den Sommerexemplaren durch ihren äußeren Bau, und zwar durch Richtung und Länge des Schalenstachels, Bau der Ruderantennae und des unteren Kopfrands. Die Farbe der Winterformen ist hellrot oder ziegelrot; das Pigment ist auf zahlreiche Fettkügelchen verteilt.

Daphnia longispina var. *caudata* erscheint im Winter als eine ausgeprägt pelagische Planktonform und wird am Ufer nur in geringer Zahl gefunden; im Sommer und Herbst hingegen ist diese Crustacee im offenen Wasser selten, während sie im Ufergebiete scharenweise vorkommt. Diese Wanderungen in horizontaler Richtung hängen höchstwahrscheinlich vom Nahrungsmangel im Ufergebiete zur Winterszeit ab.

In der mir zur Verfügung stehenden Literatur fand ich keine Angaben über die Periodizität dieser Art in Alpenseen und den Seen Nordschwedens; doch gilt das über *Daphnia pulex* De Geer var. Gesagte auch für diese Art.

3. *Daphnia longispina* O. F. Müll. var. aus dem Fischsee, deren Varietät von mir unbestimmt geblieben, kam mir in die Hände nur in zwei jungen Exemplaren im Februar. Anfangs November fand ich einige geschlechtsreife Weibchen mit Subitaneiern. Bei so kärglichem Material fällt es schwer, über die Biologie der Art mehr zu sagen, als daß sie sich im Winter parthenogenetisch vermehrt (worauf das Vorhandensein junger Individuen hinweist) und überhaupt sehr selten ist.

4. *Bosmina longirostris* O. F. Müll. var., im Dezember 1908 gefunden von Herrn Prof. A. Wierzejski im Material aus dem Abfluß des Fischsees (♀♀, ♂♂ und viele Ephippien). Bei beiden Winteruntersuchungen fing ich diese Art in ziemlich großer Zahl in mehreren Eislöchern an tieferen Stellen des Sees und in geringer Menge an den Ufern und im Abfluß. Quantitative Unterschiede konnten während der beiden Winter nicht bemerkt werden; im Dezember des Winters 1910/11 überwogen Weibchen mit Dauer-

eiern; im Februar des verflossenen Winters gab es nur wenige Weibchen mit Dauereiern; am Abfluß hingegen gerieten zahlreiche Ephippien ins Netz. Drei Fänge (Februar) aus der Tiefe von 0—32 m lieferten 522 Weibchen.

In höher gelegenen Alpenseen ergaben Forschungen zur Winterzeit das Fehlen dieser Art. In den großen Seen der Voralpen wird sie auch zur Winterzeit (G. Burckhardt) angetroffen, doch da hat die Art (größtenteils) die zyklische Fortpflanzungsweise verloren und vermehrt sich auch im Winter auf parthenogenetischem Wege.

M. Le Roux fand *Bosmina longirostris* O. F. Müll. im Winter (ständig im Laufe von 10 Jahren seiner Forschungen) im Lac d'Annecy. Es sei hier bemerkt, daß diese Art im Fischsee auch trotz Überwinterung ihre monozyklische Entwicklungsweise behält.

5. *Acroperus harpae* Baird, ♀♀, sehr selten (Fischsee).

6. *Acroperus harpae* Baird var. *frigida* Ekman, 2 ♀♀ mit Dauereiern; derselbe See.

7. *Alona quadrangularis* O. F. Müll., ♀♀ ohne Eier, sehr selten; Toporowy-See.

8. *Chydorus sphaericus* O. F. Müll., ♀♀ ohne Eier und mit Dauereiern, ebenfalls recht selten und 1 ♂; Toporowy-See.

Die vier soeben genannten Cladoceren sind Litoralformen; ich fand sie im Laufe beider Untersuchungsperioden oder nur während einer derselben immer in recht wenigen Exemplaren. (Nähere Angaben s. S. 838 u. 839).

In den oben erwähnten Seen Schwedens und der Alpen ist die Crustaceen-Litoralfauna zur Winterszeit nicht untersucht worden; es fehlen mir also Anhaltspunkte zum Vergleiche, doch scheint es durch viele Forscher sichergestellt zu sein, daß in den höheren Bergseen die oben angeführten Arten überwintern. So finden wir bei Th. Stingelin Angaben über *Acroperus harpae* Baird, der in Schweizer Seen zur Winterzeit im Stadium parthogenetischer Vermehrung angetroffen wurde. E. Scheffelt fand diese Art bis zum Januar im Titisee (848 m, südl. Schwarzwald). Dr. F. Zschokke fing *Chydorus sphaericus* O. F. Müll. Ende Dezember (unter sehr dickem Eis) in hoch gelegenen Seen der Rhätischen Alpen (Partnun-See 1874 m und Lüner See 1943 m), E. Scheffelt fand ebenfalls unter Eis Weibchen mit Dauereiern (im Nonnemattweiher, 913 m, südl. Schwarzwald). — In Tieflandseen überwintern die er-

wähnten Arten oder überleben nur einen Teil des Winters, wie die Untersuchungen von W. Hartwig über den Müggel-See, von A. Steuer über die „alte Donau“ bei Wien und von H. Weigold über zahlreiche sächsische Seen (in welchen in jedem Wintermonat fast alle litoralen Arten angetroffen wurden) zeigen.

Das Auftreten der besprochenen drei Cladoceren-Arten zur Winterszeit in zwei Seen des Tieflands veranschaulicht folgende Tabelle.

Arten:	Müggel-See	„Alte Donau“ bei Wien (Chroococcaceensee)
	Monate	
Acroperus harpae Baird	II, IV	XI, XII, I, II, III, IV
Alone (Leydigia) quadrangularis O. F. Müll.	I	I
Chydorus sphaericus O. F. Müll. . .	XI, I, II, III, IV	XII, I, II, III, IV.

Copepoda.

Cyclopidae.

1. *Cyclops fuscus* Jurine und 2. *Cyclops albidus* Jurine.

Die erste Art fand ich sporadisch im Fischsee (♀ ohne Eier) unweit vom Ufer; die zweite in einigen Exemplaren im Toporowy-See ebenfalls an den Ufern. Im letzteren See fand ich beide Arten am 3. III. 1912 unter der Eisdecke von $^1/_2$ m Stärke, Weibchen mit Subitaneiern in ziemlich großer Anzahl.

Über das Überwintern dieser Arten in den genannten fremden Bergseen fehlen Angaben. In Tieflandseen sind sie perennierend, d. h. es werden geschlechtsreife und in Vermehrung begriffene Individuen das ganze Jahr hindurch angetroffen.

3. *Cyclops strenuus* Fischer erschien sehr zahlreich während beider Fangzeiten im Meerauge. Gefangen habe ich ihn an verschiedenen Stellen des Sees und in verschiedenen Tiefen. Im Februar kamen fast lauter Weibchen vor, von denen ungefähr ein Drittel Eiersäcke besaß; von Nauplius wurden verhältnismäßig wenige Exemplare gefunden (auf 460 reife Weibchen entfielen in einigen Proben durchschnittlich 42 Naupliusexemplare). Über die quantitativen Verhältnisse dieser Art berichtet die Tabelle auf S. 844. Im

Dezember 1910 fand ich ♂♂, doch nur wenige, dagegen keinen Nauplius.

Die im Winter in der Tatra gesammelten Exemplare haben eine intensiv rote Färbung (Paprika-Nüance); das Pigment ist wie bei *Daphnia* auf Fettkörper (vornehmlich im Rumpfe) verteilt.

In Bergseen der Schweiz und Schwedens erscheint *Cyclops strenuus* zur Winterzeit größtenteils ziemlich zahlreich, zeigt dann sogar das Maximum der Entwicklung. In Lago della Crocetta fand ihn G. Huber scharenweise im Januar, Februar und März. Im Vierwaldstätter See beobachtete G. Burckhardt im Februar das zweite Jahresmaximum der Art. Dagegen im Achensee (930 m, Nordtirol) erreicht die Art im Winter ihr Jahresminimum. In Tieflandseen fällt das Maximum vorwiegend in den Winter; zu dieser Zeit tritt die Vermehrung ein (diese Erscheinung soll ein Merkmal der Kaltwasserformen bilden). Von Prof. A. Wierzejski wird in seiner Schrift über die Crustaceen Galiziens angegeben, er habe bei Sommeruntersuchungen nur junge Exemplare dieser Art und niemals Männchen gefunden, was ebenfalls auf das Reifen der Art erst zur Winterszeit hinweist. In den großen Seen Ostgaliziens (im Janower See und dem See von Brzeżany) hat J. Faczyński ein zahlreiches Auftreten dieser Art im Winter festgestellt.

4. *Cyclops vernalis* Fischer war während beider Forschungsperioden nur im Toporowy-See ziemlich zahlreich; in der Nähe der Ufer wird er in kleineren Mengen angetroffen; in beiden Wintern überwogen Weibchen, von denen wenige Eiersäcke hatten; es kamen auch Männchen und Jugendformen vor. Die quantitativen Verhältnisse wurden auf S. 845 angeführt. Im Meerauge fand ich diese Art sehr selten (vgl. S. 844) und wahrscheinlich fällt in diesem sehr kalten See das Minimum ihrer Jahresentwicklung in die Winterszeit.

In den Seen der Alpen und Nordschwedens lebt *Cyclops vernalis* auch im Winter. Im Blutsee am Stätzerhorn fand ihn C. Klausener zahlreich sofort nach dem Auftauen des Sees bei einer Wassertemperatur von 5° C. (viele rot gefärbte Weibchen mit Eiersäcken und Nauplii); dieselben Angaben macht S. Ekman über die hochgelegenen nordschwedischen Seen. In Tieflandseen überdauert (nach E. Wolf's Forschungen) die Art den Winter; in Galizien scheint sie selten zu sein, denn bis jetzt wurde sie nur in einem See bei Lemberg gefunden; ob sie da überwintert, ist unbekannt.

6. *Cyclops viridis* Jurine wurde in der Winterszeit nur im Fischauge gefunden; an den Ufern habe ich ihn gar nicht gefangen und am Seeabflusse nur in einigen Exemplaren; er fehlt auch in den oberen Wasserschichten; erst in Tiefen von 20, 30, 40 m kamen am Boden in das Netz bei jedem Fange (Februar) etwa dreißig bis fünfzig Exemplare. Das günstigste Resultat erzielte ich beim Fange mit quantitativem Netz (kleine Öffnung — 10 cm), das die ganze Nacht hindurch aufgestellt und mit einem an der Öffnung befestigten Fleischstücke auf den Grund (feinkörniger Lehm, Tiefe 50 m) versenkt wurde. In diesem Fange zählte ich 508 Exemplare dieser Art; sie waren ziegelrot gefärbt; unter ihnen waren ungleich zahlreicher die Weibchen, darunter 10 Stück mit Eiersäcken, vertreten; Männchen gab es in diesem Fange nur einige, und Exemplare von Nauplius noch weniger. In den oben zitierten Alpenseen fehlt diese Art. V. Brehm entnehmen wir die Angabe, er habe sie im Dezember am Boden in der Mitte des Lunzer Mittersees (767 m, Niederösterreich) gefangen. In den schwedischen Seen wurde die Art von S. Ekman zur Zeit des Auftauens beobachtet. *Cyclops viridis* gehört zur Winterfauna der Tieflandseen.

6. *Cyclops serrulatus* Fischer wurde in Ufernähe in allen drei im Winter durchsuchten Seen wenig häufig angetroffen. Er überwintert in den schwedischen Bergseen (S. Ekman's Untersuchungen); ebenfalls in Tieflandseen.

Harpacticidae.

Die in der Tabelle S. 837 angegebenen drei Arten dieser Familie (22—24) fand ich im Fischsee in Bodenproben, die an flacheren Stellen im Februar gewonnen wurden; nur *Canthocamptus Wierzejskii* Mrázek war auch in einer Probe aus 30 m Tiefe (gleichfalls Bodenprobe) enthalten; die letzterwähnten Arten waren nicht zahlreich; es fanden sich Weibchen mit Eiern und Exemplare in Kopulation (*Canthocamptus Zschokkei* Schm.).

Von vergleichenden Betrachtungen will ich hier absehen, da über die Biologie dieser Arten genauere Angaben fehlen.

Centropagidae.

10. *Diaptomus denticornis* Wierz. machte im Dezember des Winters 1910/11 einen bedeutenden Teil des pelagischen Planktons des

Toporowy-Sees aus (vgl. Tabelle S. 845); es zeigten sich ziemlich viele Männchen und verhältnismäßig wenige Weibchen, welche Eiersäcke besaßen (mit 10—15 Eiern); im Februar des verflossenen Jahres kam *Diapt. denticornis* in kleiner Anzahl vor (ich fand kaum 2 Weibchen und bis zu 20 Männchen, ein Weibchen mit 12 Eiern im Eierstocke). Da ich im April desselben Winters in mehreren Proben kaum 1 Weibchen erhalten und zur Frühlingszeit (Juni desselben J.) geschlechtsreife Individuen gänzlich vermißte, bin ich der Ansicht, daß diese Art nicht den ganzen Winter hindurch lebt, sondern ihren Entwicklungszyklus mit Ablage von Dauereiern beendigt und hierauf eingeht; den neuen Zyklus eröffnen die im späten Frühling den Wintereiern entschlüpfenden Nauplii, von denen ich Hunderte neben älteren Jugendformen im Juni 1910 antraf.

Wie unsere Art sich im Laufe des Jahres in den Alpenseen verhält, ist nicht genau bekannt; man darf annehmen, daß sie ebenfalls nicht überwintert. Im Blutsee bei Arosa (2350 m, Alpen) fand C. Klausener Anfang August ausschließlich Nauplii, im Oktober zwar Weibchen und Männchen, doch die ersteren hatten keine Eier.

Ein ganz anderes Resultat ergaben die Untersuchungen von I. Thomann und W. Bally im Arnensee (1538 m), welche den *Diapt. denticornis* durch den ganzen Winter unter Eis (von za. 1 m Dicke) ebenso zahlreich wie im Sommer antrafen. In dem Toporowy-See verhält sich diese Art in bezug auf die jährliche Entwicklung ähnlich wie in den Seen des Nordens.

11. *Heterocope saliens* Lillj. (Toporowy-See) erreichte schon im Dezember des Winters 1910/11 das Minimum des jährlichen Erscheinens; im Februar des vorigen Jahres fand ich sie nicht, ebenso fehlte sie im Januar 1912 (21. I.); sie überwintert also nicht. In den Seen Nordschwedens zeigt sie dasselbe Verhalten wie *Diaptomus denticornis* Wierz.

Insecta.

1) *Corixa cavifrons* Thms. Diese Art fing ich in ziemlich bedeutender Anzahl im Toporowy-See im Februar, auf offenem Wasser, doch näher dem Ufer.

2) *Agabus bipustulatus* L. Nur in einigen Exemplaren im Meerauge in Entfernung von einigen Metern vom Ufer (in einer Tiefe von 6 m) gefunden.

Die Resultate meiner Winterforschungen, lassen sich, wie folgt, knapp zusammenfassen:

1. Die Fauna, insbesondere das Plankton der drei besprochenen Seen ist im Vergleiche mit der Artenzahl der wärmeren Jahreszeit verhältnismäßig zahlreich.

2. Ihre Zusammensetzung im Winter [1]) ist im großen und ganzen eine ähnliche wie in den zum Vergleiche herangezogenen Seen der Alpen und Nordschwedens; eine Ausnahme hievon bilden die Daphniiden und *Bosmina longirostris* O. F. Müll. var.

Unsere Winteruntersuchungen der drei Tatraseen ergaben für die Fauna der Tatra 7 neue Arten, u. zw.: 1) *Synchaeta pectinata* Ehrb., 2) *Anuraea aculeata* Ehrb., 3) *Chaetogaster diastrophus* Gruithuisen, 4) *Daphnia longispina* O. F. Müll. var., 5) *Canthocamptus Wierzejskii* Mrázek, 6) *Canthocamptus Hoferi* Douwe? und 7) *Canthocamptus Zschokkei* Schm.

Die drei *Canthocamptus*-Arten sind auch neu für die Fauna Galiziens.

Ich betrachte es als meine Pflicht, an dieser Stelle Herrn Professor Dr. A. Wierzejski sowohl für die Anregung zu diesen Winteruntersuchungen, seine bereitwillige Förderung meiner Arbeit, wie auch für seine wertvollen Ratschläge und Winke bezüglich des Arbeitsplans, endlich für die Hilfe beim Beschaffen der Literatur meinen besten Dank auszusprechen.

Herrn Dr. L. Sawicki danke ich höflichst für die mir gütigst mitgeteilten Beobachtungen über die Wassertemperatur, Herrn A. Lityński für Angaben über Gefrieren und Auftauen des Toporowy-Sees.

Literaturverzeichnis.

1) Brehm V. Zusammensetzung, Verteilung und Periodizität des Zooplankton im Achensee. Zeitschr. d. Ferdinandeums, 3. Folge, 46. Heft, 1902.

2) Brehm V. Dr. u. Zederbauer E. Dr. Beiträge zur Planktonuntersuchung alpiner Seen. Verh. d. k. k. Zool.-Bot. Gesellsch. in Wien, 1904.

3) Brehm V. Dr. Charakteristik der Fauna des Lunzer Mittersees. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. I, H. 3, 1908.

[1]) Speziell berücksichtige ich die Crustaceen.

4) Burckhardt G. Dr. Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der größeren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. Revue Suisse d. Zoolog., T. VII, 1899.
5) — Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstätter Sees. Mitteil. d. Naturforsch.-Gesellsch., Luzern, H. 3, 1900.
6) Daday E. v. Dr. Beiträge zur Kenntnis der Mikrofauna der Tatraseen. Term. Füz., Bd. XX, 1897.
7) Ekman Sv. Dr. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nordschwedischen Hochgebirge. Zool. Jahrb., Abt. f. System., Bd. XXI, H. 1, 1904.
8) Faczyński J. Badania fauny planktonowej stawu Janowskiego w r. 1909. z uwzględnieniem fauny przybrzeżnej. [Zooplankton-Studien des Teiches in Janów bei Lemberg im Jahre 1909, mit Berücksichtigung der Litoralfauna], Kosmos, Rok XXXV, zeszyt 10—12, 1910.
9) — Badania nad fauną planktonową stawu Brzeżańskiego. [Zooplankton-Studien des Teiches in Brzeżany]. Kosmos, XXXV, 1911.
10) Grochmalicki J. i Szafer W. Biologiczne stosunki Siwej Wody w Wyżyskach pod Szkłem. Sprawozd. Kom. fizyogr. Akad. Umiej. w Krakowie. T. XLV, 1911.
11) Huber G. Dr. Monographische Studien im Gebiete der Montigglerseen (Südtirol) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Biologie. Archiv f. Hydrobiol. u. Planktonkunde, Bd. I, 1906.
12) — Biologische Mitteilungen über die Berninaseen (Schweiz). Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. I, H. 3, 1908.
13) Klausener C. Dr. Jahrescyclus der Fauna eines hochgelegenen Alpensees. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. I, H. 1—2, 1908.
14) — Die Blutseen der Hochalpen, Ebda, Bd. I, H. 3, 1908.
15) Lauterborn R. Über die Winterfauna einiger Gewässer der Oberrheinebene. Biol. Zentrbl., Bd. XIV, 1894.
16) Le Roux M. Dr. Recherches biologiques sur le lac d'Annecy. Annal. d. Biol. lacustre, T. II, 1907.
17) Ruttner F. Dr. Über tägliche Tiefenwanderungen von Planktontieren unter dem Eise und ihre Abhängigkeit vom Lichte. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. II, H. 3, 1909.
18) Scheffelt Ernst. Die Copepoden und Cladoceren des südlichen Schwarzwaldes. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde, Bd. IV, H. 2, 1908.
19) Steuer A. Dr. Die Entomostrakenfauna der „alten Donau“ bei Wien. Zool. Jahrb., Abth. f. System., Bd. XV, 1902.
20) — Planktonkunde. Leipzig u. Berlin, Teubner, 1910.
21) Thomann I. Dr. u. Bally W. Dr. Biologisch-chemische Untersuchungen über den Arnensee. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. I, 1908.
22) Wierzejski A. Dr. Materyały do fauny jezior tatrzańskich. Sprawozd. Kom. fizyogr., T. XVI, 1882.
23) — Zarys fauny stawów tatrzańskich. Pamiętn. Tow. Tatrz., T. VIII, 1883.
24) — Rotatoria (Wrotki) Galicyi. Rozprawy Wydz. matemat.-przyr. Akad. Umiej. w Krakowie, T. XXVI, 1893.

25) Wierzejski A. Dr. Przegląd fauny skorupiaków galicyjskich. Sprawozd. Kom. fizyogr. Akad. Umiej. w Krakowie, T. XXXI, 1896.

26) Weigold H. Dr. Biologische Studien an Lyncodaphniden und Chydoriden. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. III, Biol. Suppl.-Heft 2, 1910.

27) Wolf E. Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb., Abt. f. System., Bd. 22, 1905.

28) Zacharias O. Dr. Faunistische und biologische Beobachtungen am Gr. Plöner See. Forschungsber. biol. Station Plön, T. 1, 1893.

29) Zschokke F. Dr. Die Fauna hochgelegener Gebirgsseen. Verh. d. Naturforscher-Gesellschaft in Basel, Bd. XI, H. 1.

Studya nad azotobakterem. Część II: Fizyologia i biologia. — Azotobacter-Studien. II. Teil: Physiologie und Biologie.

Mémoire

de M. ***A. PRAŻMOWSKI*** m. c.

présenté dans la séance du 1 Juillet 1912.

VI. Physiologische und biologische Probleme aus dem Leben des Azotobakter.

Wenn ich dem zweiten Teil dieser Studien die Überschrift „Physiologie und Biologie" gegeben habe, so soll damit keineswegs gesagt werden, daß sämtliche physiologischen und biologischen Lebenserscheinungen dieses Mikroben in diesem Teil behandelt oder der Aufklärung näher gebracht werden sollen; vielmehr soll hiermit angedeutet werden, daß im Gegensatz zum ersten Teil, welcher der Morphologie und Cytologie des *Azotobacter* gewidmet war, in dem zweiten physiologische und biologische Fragen zur Erörterung gelangen sollen.

Welcher Art die Fragen waren, die mich besonders interessierten, habe ich schon im ersten Teil meiner Abhandlung bei der kritischen Übersicht der einschlägigen Literatur kurz angedeutet. Als Einleitung zu den weiter unten zu schildernden Versuchen mögen dieselben an dieser Stelle noch näher präzisiert und in ihrem Zusammenhange vorgebracht werden.

Vom physiologischen Standpunkte aus stand selbstverständlich die Frage der Stickstoffbindungsfähigkeit des *Azotobacter* im Vordergrunde des Interesses. In Anlehnung an die grundlegenden Versuche Krzemieniewski's (I, 14) [1]), welche den Beweis erbrach-

[1]) Verweise auf die im I. Teil zitierten Publikationen sind hier unter der römischen Ziffer I und der bezüglichen arabischen Ziffer des dort beigefügten

ten, daß *Azotobacter* nur in Gegenwart der Humussubstanzen des Bodens seine Fähigkeit der Stickstoffbindung im vollen Maße entfaltet, mußte die Frage aufgeworfen werden, in welcher Weise Humusstoffe sich an dem Prozeß der Stickstoffbindung beteiligen und welche Bestandteile der Humusstoffe dabei wirksam sind. Nachdem schon Krzemieniewski in Übereinstimmung mit Pillai (36) gefunden hat, daß Humusstoffe für die Versorgung des *Azotobacter* mit Kohlenstoffnahrung nicht in Betracht kommen, und weiterhin es höchst wahrscheinlich machte, daß dieselben auch an der Stickstoffversorgung keinen Anteil nehmen, konnte deren günstige Wirkung entweder auf ihrem Gehalt an mineralischen Nährstoffen oder auf ihren sonstigen physikalisch-chemischen Eigenschaften beruhen. Die erstere Ansicht, daß Humusstoffe durch ihren Gehalt an mineralischen Bestandteilen direkt die Stickstoffbindung begünstigen, vertrat bekanntlich Kaserer (I, 16), indem er auf Grund seiner diesbezüglichen Versuche schließen zu dürfen glaubte, daß *Azotobacter* (und andere Bodenbakterien) außer den für die übrigen Pflanzen unentbehrlichen mineralischen Nährstoffen zur normalen Entwicklung noch Silikat-, Eisen-, Aluminium- und wahrscheinlich auch Manganverbindungen bedarf. Gegen diese Anschauung, welche übrigens aus der Anordnung der Versuche Kaserer's und den erhaltenen Resultaten durchaus nicht gezogen werden mußte, da diese Resultate auch in anderer Weise gedeutet werden konnten, sprachen jedoch die Versuchsergebnisse der Frau Krzemieniewska (I, 15), wonach Humussubstanzen trotz ihres Gehaltes an mineralischen Bestandteilen selbst für die Versorgung mit den sogenannten unentbehrlichen Nährstoffen keine oder zum mindesten keine belangreiche Rolle spielen. Daraus ergaben sich aber für die Wirkungsweise der Humussubstanzen zwei wichtige Schlüsse: erstens, daß die an die Humussubstanzen gebundenen mineralischen Nährstoffe sich wahrscheinlich in einer Form vorfinden, in welcher sie vom *Azotobacter* zu seiner Ernährung nicht herangezogen werden können, was jedoch nicht ausschließt, daß sie für andere physiologische Funktionen dieses Mikroben von hoher Wichtigkeit sein können; zweitens aber, daß die günstige Wirkung der Humussub-

Literaturverzeichnisses angeführt; neue Literaturangaben sind mit fortlaufenden arabischen Ziffern versehen; ein Verzeichnis findet sich am Schluß der Abhandlung.

stanzen nicht in ihrem Gehalt an mineralischen Nährstoffen, sondern in anderen Eigenschaften derselben zu suchen ist. Da nun Humussubstanzen kolloide Stoffe sind, so lag die Vermutung nahe, daß ihre günstige Wirkung auf die Stickstoffbindung mit der kolloiden Natur derselben verknüpft ist — und diese Hypothese war zunächst auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen.

Da *Azotobacter chroococcum* ein Erdbewohner ist (ob die im Meere und in den süßen Gewässern lebenden *Azotobacter*formen mit den erdbewohnenden Formen identisch sind, läßt sich bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse nicht mit aller Sicherheit feststellen), so habe ich mein Augenmerk in erster Linie auf diejenigen kolloiden Bodensubstanzen gerichtet, welche, wie Eisenhydroxyd, Aluminium- und Kieselsäureverbindungen in allen Kulturböden vorkommen und in Verbindung mit der kolloiden organischen Substanz der Humusstoffe oder auch für sich allein an der Stickstoffbindung des *Azotobacter* mitwirken können. In zweiter Linie wurden auch solche Substanzen berücksichtigt, die zwar nicht kolloider Natur, jedoch als Suspensionen von hohem Dispersitätsgrade sich durch ähnliche physikalisch-chemische Eigenschaften, insbesondere auch durch die mit den kolloiden Humusstoffen gemeinsame hohe Adsorptionskraft für Gase, Basen und Salze auszeichnen. Deshalb wurden auch Holz-, Knochen- und Blutkohle in feinster Pulverung in den Kreis dieser Untersuchungen einbezogen. Über den Einfluß dieser kolloiden und nicht kolloiden Substanzen auf die morphologische Entwicklung des *Azotobacter* wurde schon im ersten Teile dieser Untersuchungen berichtet; über ihre physiologischen Wirkungen auf die Ernährung und Stickstoffbindung des *Azotobacter* wird im nächsten Kapitel die Rede sein.

In physiologischer Beziehung war es auch wichtig zu erforschen, welche Rolle dem kohlensauren Kalk, bezw. den kohlensauren Alkalien und alkalischen Erden im Prozesse der Stickstoffassimilation zukommt. Obgleich fast sämtliche Forscher, die die Stickstoffbindungsfähigkeit des *Azotobacter* studierten, die günstige Wirkung des kohlensauren Kalks auf die Entwicklung des *Azotobacter* betonen, ist doch kein ernstlicher Versuch gemacht worden zu untersuchen, ob der kohlensaure Kalk für sich allein oder erst in Verbindung mit anderen Stoffen kolloider oder nichtkolloider Natur die Stickstoffbindungsfähigkeit des *Azotobacter* zu erhöhen vermag, geschweige denn die Frage aufzuwerfen, worauf dieser günstige Einfluß des

kohlensauren Kalks beruht. Daß es sich dabei nicht um direkte Nährwirkungen des kohlensauren Kalks handeln kann, habe ich schon an anderer Stelle (I T., S. 97) hervorgehoben und aus den vorliegenden Tatsachen und Beobachtungen den Schluß gezogen, daß der kohlensaure Kalk auch für sich allein die Stickstoffbindung des *Azotobacter* zu fördern vermag. Inwieweit dieser aus der vorliegenden Azotobakter-Literatur gezogene Schluß gerechtfertigt war, wird sich aus den weiter unten dargestellten Versuchen des näheren ergeben. Auch über die Rolle der kohlensauren Magnesia und der kohlensauren Alkalien sind meines Wissens keine exakten Untersuchungen angestellt, bezw. veröffentlicht worden; das Wenige, was darüber bekannt ist, wurde in der kritischen Übersicht der Azotobakter-Literatur kurz erwähnt; hier mag noch ergänzt werden, daß nach Stoklasa (I, 20) auch das kohlensaure Natrium in analoger Weise günstig wirkt wie die kohlensauren Salze der alkalischen Erden.

Die Wirkungsweise der Humusstoffe und deren Komponenten einerseits, der kohlensauren Salze der Alkalien und alkalischen Erden anderseits — und die Rolle, welche diesen Substanzen im Stickstoffbindungsprozesse zukommt, waren die Hauptaufgaben, die ich mir bei meinen physiologischen Versuchen stellte. Andere physiologische Ernährungsprobleme, insbesondere in bezug auf die Nährwirkung gewisser mineralischer Bodenbestandteile, wie dies von Kaserer behauptet wurde, sind methodisch nicht untersucht worden; immerhin wurden auch nach dieser Richtung hin einige orientierende Versuche ausgeführt. In gleicher Weise sind die physiologischen Vorgänge des Wachstums, der Kolonien- und Deckenbildung, der vegetativen und fruktifikativen Vermehrung unberücksichtigt gelassen worden; einzelne Beobachtungen, die in dieser Beziehung gelegentlich gemacht wurden und für künftige Forschungen von Belang sein können, sollen an entsprechender Stelle kurz erwähnt werden.

In biologischer Beziehung interessierte mich an erster Stelle die außerordentliche Variabilität, welche in den mannigfaltigen Gestaltungen und Wuchsformen des *A. chroococcum* unter den wechselnden Lebensbedingungen zu Tage tritt. Daß diese Variabilität mit der allgemeinen Verbreitung unseres Mikroben im Erdboden und in den Gewässern zusammenhängt und der Ausdruck seiner großen Anpassungsfähigkeit an die äußeren Faktoren des Lebens

ist, scheint nach dem, was wir über die Variabilität anderer Organismen wissen, wohl keinem Zweifel zu unterliegen. Nachdem morphologische Untersuchungen gelehrt haben, daß bestimmte Stoffe und Gruppen von Stoffen, namentlich, wenn dieselben in größeren Mengen den Nährmedien einverleibt werden, immer im gleichen Sinne auf *Azotobacter* wirken und die gleichen Wuchsformen hervorbringen, lag es nahe, durch fortgesetzte Züchtungen auf denselben Substraten zu versuchen, ob auf diesem Wege nicht eine Konstanz dieser Wuchsformen zu erlangen wäre. Anderseits lehrten die morphologischen Untersuchungen, daß *A. chroococcum* unter dem Wechsel der äußeren Lebensfaktoren alle diejenigen morphologischen Bilder und Eigentümlichkeiten zeigt, welche als besonders charakteristisch für die von verschiedenen Autoren aufgestellten zahlreichen anderen Arten dieser Gattung (*A. agile*, *A. vinelandii*, *A. Beijerinckii* u. s. w.) angegeben werden. Es war demnach zu untersuchen, ob diese anderen Arten nicht etwa Ernährungs- oder Standortsmodifikationen von *A. chroococcum* sind, oder, falls sie durch züchterische Maßregeln nicht ineinander überzuführen wären, doch nicht wenigstens als Varietäten oder Rassen einer einzigen Stammart aufzufassen wären. Diese Aufgabe schien mir um so wichtiger zu sein, als ja in den letzten zwanzig Jahren auf dem Gebiete der Bildung neuer Bakterienarten ohne jede Kritik unglaublich viel geleistet wurde und es wirklich an der Zeit wäre, der verwirrungsbringenden Produktivität auf diesem Gebiete Schranken zu legen. Leider konnten diese Untersuchungen wegen der kurzen Spanne Zeit, die mir zur Verfügung stand, und anderer Arbeiten wegen nicht durch längere Zeit, welche für solche Untersuchungen durchaus notwendig ist, und unter stetiger Kontrolle der zu Tage tretenden Erscheinungen durchgeführt werden. Immerhin lieferten auch diese Versuche eine Anzahl von Resultaten, welche, wenn sie auch für die endgültige Lösung der in Rede stehenden Frage keineswegs entscheidend sind, doch einiges Licht auf diese Fragen werfen und für die künftigen Forschungen auf diesem Gebiete von Nutzen sein können.

Über andere biologische Fragen, welche den Einfluß äußerer Faktoren auf die morphologische und cytologische Entwicklung des Azotobakter betreffen, wurde schon im ersten Teil dieser Studien berichtet; die Wirkungen dieser Faktoren auf die physiologischen Prozesse, namentlich der Ernährung und Stickstoffbindung, werden

bei den physiologischen Versuchen Erwähnung finden. Da letztere Versuche zum Teil mit verschiedenen Stämmen, bezw. Arten oder Varietäten ausgeführt wurden, so ist auch das biologische Moment des Einflusses der inneren Konstitution und der physiologischen Eigenart der betreffenden Arten, Varietäten und Modifikationen mit in den Kreis dieser Untersuchungen gezogen worden.

VII. Physiologische und biologische Versuche über die Faktoren der Stickstoffbindung.

Plan und Anordnung der Versuche. Über die Art und Weise, wie die Humussubstanzen des Bodens bei der Bindung des freien Luftstickstoffs durch Azotobakter wirken, welche Bestandteile des Humus an diesem Prozeß beteiligt und welche für denselben irrelevant sind, wurden schon bei den Untersuchungen über den Einfluß bestimmter Zusatzstoffe auf die morphologische Entwicklung und Formgestaltung des Azotobakter gewisse Anhaltspunkte gewonnen. Es zeigte sich, daß verschiedene Stoffe, für sich allein angewendet, stets in gleichem Sinne die Entwicklung und Formgestaltung des Azotobakter beeinflußten und daß dieselben Stoffe in Kombination miteinander eine andere Wirkung ausübten und andere Vegetationsbilder zustande brachten, als nach deren spezifischen Wirkungsweise zu erwarten war. Es konnte auch konstatiert werden, daß zwischen den Wirkungen der mineralischen Zusatzstoffe einerseits und den Wirkungen von Zusatzstoffen organischen Ursprungs ein durchgreifender Unterschied von der Art besteht, daß erstere das vegetative Lebensstadium verkürzten oder ganz unterdrückten, während letztere im Gegenteil die Ausbildung der vegetativen Lebensformen und deren Zeitdauer im günstigen Sinne beeinflußten. Durch diese Beobachtungen war aber auch der Weg vorgezeichnet, welchen die physiologischen Versuche einzuschlagen haben. Es mußte zuerst die Wirkung der mineralischen Bodenbestandteile und deren Anteil an dem Prozeß der Stickstoffbindung dann die Wirkung und die Rolle organischer Bodensubstanzen klargelegt werden, um auf dieser Grundlage weiter zu bauen und an die schwierige Frage der Wirkungsweise der Humusstoffe herantreten zu können.

Aus diesem Grunde wurden zuerst Versuche unternommen, um insbesondere die Rolle des kohlensauren Kalks, dann die der kohlen-

sauren Magnesia und der kohlensauren Alkalien, schließlich der Eisen-, Silikat-, Aluminium- und Manganverbindungen aufzuklären. Sodann wurden verschiedene organische Kolloide, sowohl stickstofffreie als auch stickstoffhaltige geprüft, inwieweit dieselben die Stickstoffbindungsfähigkeit des Azotobakter zu beeinflussen vermögen, und schließlich versucht, ob durch Kombination dieser letzteren Substanzen mit solchen mineralischen Stoffen, welche für sich allein oder in Verbindung mit den natürlichen Humaten des Bodens die Stickstoffbindung des Azotobakter günstig beeinflußten, es nicht möglich wäre, ein künstliches Produkt herzustellen, welches in seinen Wirkungen auf die Stickstoffbindung den natürlichen Humaten des Bodens gleichkäme oder dieselben gar übertreffen würde. Sollte es gelingen, ein solches „künstliches Humat“ herzustellen, so könnte dadurch nicht nur aufgeklärt werden, welche Bestandteile der natürlichen Humusstoffe sich an der Bindung des freien Luftstickstoffs durch Azotobakter beteiligen, sondern vielleicht auch ein Einblick in die Kräfte und Energieen gewonnen werden, welche bei diesem Prozeß tätig sind.

Um dieses Ziel zu erreichen, wurde ursprünglich geplant, für die physiologischen Versuche, möglichst chemisch reine Substanzen und Reagenzien zu verwenden, um den störenden Einfluß etwaiger Verunreinigung von vornherein auszuschließen. In erster Linie kam es auf die als Energiequelle zu benutzende Glukose an, welche in der gewöhnlichen gereinigten Handelsware öfters Beimengungen enthält, die auf den Verlauf und die Resultate der Versuche störend wirken konnten. Da jedoch der von Merck in Darmstadt bezogene und als „purissimum und wasserfrei“ bezeichnete Traubenzucker sich als besonders rein erwies (derselbe enthielt nach der Analyse 99·8% Trockensubstanz, darin 99·85% reine Glukose und keine Spur von Stickstoffverbindungen), so wurde von der Verwendung der chemisch reinen Glukose nach Soxhlet Abstand genommen. Mit Ausnahme des Versuches I, zu welchem eine andere, ebenfalls als „purissimum und wasserfrei“ bezeichnete Glukose von Merck in Anwendung kam, wurde zu allen übrigen Versuchen, über welche weiter unten berichtet werden soll, diese eine Sendung Glukose ausschließlich verwendet.

Aus gleichem Grunde wurde von der Verwendung von Leitungswasser für Nährlösungen Abstand genommen und hiefür nur destilliertes Wasser verwendet. Die mineralischen Nährsalze, wel-

che für die Nährlösungen in Anwendung kamen, wurden zum Teil durch zweimaliges Umkristallisieren rein gewonnen, zum anderen Teil wenigstens qualitativ auf ihre Reinheit geprüft. Auch die meisten Zusatzstoffe, deren physiologische Rolle bei der Stickstoffbindung geprüft werden sollte, wurden mit besonderer Sorgfalt und möglichst rein hergestellt; so insbesondere der kohlensaure Kalk, welcher durch Fällung aus Kalkwasser in einem Strom gereinigten Kohlendioxyds gewonnen wurde, dann die kolloiden Lösungen von Ferrihydroxyd, Aluminiumhydroxyd und Orthokieselsäure, die bis zur Entfernung der letzten Spuren von Chlorverbindungen dialysiert wurden.

Zu den Versuchen kamen zwei Nährlösungen in Anwendung, die im weiteren Verlaufe kurz mit I und II bezeichnet werden sollen und folgende Zusammensetzung hatten:

	I.	II.
Aq. dest.	1000 cm³	1000 cm³
Glukose	10·00 — 15·00 gr.	10·00 — 15·00 gr.
$CaHPO_4 . 2H_2O$	0·50 „	0·20 „
K_2SO_4	0·50 „	— „
K_2HPO_4	0·05 „	0·25 „
$MgSO_4 . 7H_2O$	0·10 „	0·10 „
NaCl	0·10 „	0·10 „

Nährlösung I wurde, wie im ersten Teil dieser Arbeit (S. 102) angegeben, schon zu Kulturen für morphologische Untersuchungen verwendet; sie erhielt auf je 1000 cm³ noch einen Zusatz von 10 Tropfen einer 10%-igen Eisenchloridlösung, welcher auch bei den ersten physiologischen Versuchen (I u. II) gegeben wurde, später aber in Wegfall kam. Ursprünglich wurde sie ohne Dikaliumphosphat hergestellt; da sich jedoch Azotobakter in derselben recht langsam und kümmerlich entwickelte (ich glaubte damals, den Grund hiefür in der Unlöslichkeit und Unzugänglichkeit des Dikalziumphosphats in der durch Sterilisieren im Dampfstrom kohlensäurefrei gemachten Nährlösung suchen zu müssen), so wurde, um die anfängliche Entwicklung des Azotobakter anzuregen, Dikaliumphosphat in geringer Menge (0,005%) zugesetzt. Trotz der verhältnismäßig sehr hohen Gabe des schwefelsauren Kaliums in Nährlösung I und gänzlicher Ausschaltung dieses Salzes in Nährlösung II und

trotz der sonstigen Verschiedenheiten in der Zusammensetzung der beiden Nährlösungen ließ sich ein wesentlicher Unterschied in der physiologischen Wirkung derselben auf Azotobakter nicht konstatieren; in beiden, insoweit dieselben für sich allein verwendet wurden, war die Stickstoffbindung minimal und steigerte sich in gleichem Verhältnis bei Zusatz der bei der Stickstoffbindung wirksamen Stoffe.

Die Versuche wurden in Erlenmeyer-Kolben aus Jenaer Glas von zirka 850 ccm Inhalt ausgeführt und mit je 100 oder 200 ccm Nährlösung beschickt. Nach Auffüllung der Kolben wurden dieselben in zwei oder drei aufeinander folgenden Tagen im Dampfstrom eine halbe Stunde lang sterilisiert, dann nach Abkühlung mit Reinkulturen von Azotobakter infiziert und in den Thermostaten bei 25—26° C., später bei 27—28° C. gestellt. Ein dreimaliges Sterilisieren fand nur dann statt, wenn den Nährlösungen organische, namentlich stickstoffhaltige organische Substanzen einverleibt wurden.

Den eigentlichen physiologischen Versuchen gingen in der Regel orientierende Versuche oder Vorversuche voraus, welche mit denselben Nährlösungen und denselben Zusätzen hergestellt worden waren und zum Teil über die Wirkungen der fraglichen Zusätze auf die morphologische Entwicklung, zum anderen Teil über den fördernden oder hemmenden Einfluß derselben auf die Stickstoffbindung Aufschluß geben sollten. Für diese Vorversuche kamen zumeist kleine Erlenmeyer-Kolben von 230—250 ccm Inhalt, welche mit 50 ccm der betreffenden Nährlösung beschickt waren, in anderen Fällen auch Kolben von gleicher Größe wie bei Hauptversuchen in Anwendung. Manche von diesen Kulturen, deren Zeitdauer eine verschiedene war, gewöhnlich aber sich auf mehrere Wochen erstreckte, wurden nach Abschluß auf die erzielten Stickstoffgewinne untersucht; bei den meisten unterblieb jedoch die Stickstoffbestimmung, und es wurde nur geprüft, ob die als Energiequelle dargebotene Glukose gänzlich oder nur teilweise verbraucht wurde. Geprüft wurde nach der F e h l i n g'schen Methode. Um einen ungefähren Maßstab zur Beurteilung der Größe dieses Verbrauches zu gewinnen, kamen Kulturflüssigkeit und Reagenzien in denselben Verhältnismengen zur Anwendung wie für die quantitative Analyse, doch wurde der etwa erhaltene Niederschlag quantitativ nicht weiter bestimmt. Bei den Hauptversuchen wurde nach Abschluß

derselben der Verbrauch der Glukose mittels der Methylenblau-Kalilauge-Methode nur qualitativ untersucht, wozu einige Tropfen der Kulturflüssigkeit genügten.

Die Stickstoffbestimmungen wurden nach dem Verfahren von Kjeldahl ausgeführt. Eine jede Versuchsreihe umfaßte zwei Parallelkolben; in den Tabellen sind die Stickstoffgewinne für jede Reihe — nach Abzug der in den Kontroll-, resp. blinden Kulturen und den Reagenzien vorgefundenen Stickstoffmengen — im Durchschnitt der beiden Kolben angegeben; daneben die Differenz zwischen den beiden Kolben. In einigen Fällen wurden die Versuche in der Weise angestellt, daß von den zwei Kolben jeder Reihe der eine Kolben mit einem bestimmten Azotobakterstamm, der andere mit einem anderen Stamm infiziert oder überhaupt anders behandelt worden war; in diesem Falle sind die Stickstoffgewinne für jeden Kolben besonders angeführt.

Die Versuche sind nicht genau in derselben Reihenfolge, in welcher sie hier zur Darstellung gelangen, ausgeführt worden; manche von den an weiterer Stelle dargestellten Versuche wurden gleichzeitig mit den früher beschriebenen, gewissermaßen als Parallelversuche angestellt, worauf übrigens schon die Anordnung der betreffenden Versuche, die Art und Menge der in Anwendung gekommenen Zusätze u. s. w. hindeutet. Wenn ich trotzdem die betreffenden Versuche z. T. in einer anderen Reihenfolge zur Darstellung bringe, so geschieht dies hauptsächlich aus dem Grunde, um Zusammengehörendes nicht auseinanderzuhalten und den Ideengang, welcher diesen Versuchen zugrunde lag, nicht zu verwischen.

Zu erwähnen wäre noch, daß während der Zeitdauer der Versuche über die in den Kulturen makroskopisch wahrnehmbaren Erscheinungen der Azotobaktervegetationen ein Tagebuch geführt wurde und nach Abschluß der Versuche die Kulturen auch mikroskopisch untersucht wurden; ausnahmsweise sind auch während der Dauer der Versuche, wenn dies aus irgend welchen Gründen notwendig erschien, aus einzelnen Kulturkolben unter den erforderlichen Kautelen Proben zur mikroskopischen Untersuchung entnommen worden. Insoweit die auf diesem Wege gesammelten Beobachtungen und Tatsachen größeres Interesse bieten, sollen dieselben bei Beschreibung der einzelnen Versuche kurz erwähnt werden.

A) Versuche über die physiologischen Wirkungen der mineralischen Stoffe auf die Stickstoffbindung.

Mit Ausnahme des Versuches I, welcher ganz allgemein über die Zweckmäßigkeit der Nährlösung I und über die Wirkungen der bei den morphologischen Untersuchungen verwendeten kolloidalen und suspensoidalen Zusatzstoffe auf die Stickstoffbindung des *Azotobacter* Aufschluß geben sollte, waren sämtliche anderen Versuche dieser Reihe der Frage gewidmet, ob und in welchem Maße die kohlensauren Salze der Alkalien und alkalischer Erden sowie die Eisen-, Silikat- und Aluminiumverbindungen sowohl für sich allein als in Kombination miteinander die Stickstoffbindung des *Azotobacter* befördern und welche Stickstoffgewinne sich durch diese mineralischen Stoffe in einer mineralischen Nährlösung, welche als Energiequelle nur reine Glukose enthielt, erzielen lassen.

Versuch I.

Wie gesagt, sollte dieser Versuch auf verschiedene allgemeine Fragen Antwort geben, die sich im Laufe der morphologischen Untersuchungen aufdrängten, insbesondere aber auch ziffermäßig feststellen, ob und inwieweit die Stickstoffbindung mit der Stärke der sich entwickelnden Azotobaktervegetation Hand in Hand geht und inwieweit sie von der Ausbildung oder dem Vorherrschen bestimmter morphologischer Gestalten abhängig ist.

Zu dem Versuch kam Nährlösung I mit 1% Glukose in Anwendung. Die Kolben wurden mit je 200 cm^3 der Nährlösung aufgefüllt, nach Beschickung mit den Zusatzstoffen in zwei aufeinanderfolgenden Tagen im Dampfstrom sterilisiert, mit Sporen aus einer älteren Agar-Reinkultur des *A. chroococcum* (Krakauer Stamm) infiziert und in den Thermostaten gestellt. Der Versuch dauerte 14 Tage; die Temperatur des Thermostaten schwankte während der Versuchsdauer zwischen 25—26° C. Da gleichzeitig beabsichtigt war, zu erfahren, welchen Einfluß das Schütteln der Kulturen auf die Größe der Stickstoffbindung ausübt, wurden die einen Kolben jeder Reihe während der Versuchsdauer zweimal täglich (am Morgen und am Abend) etwa eine Minute lang geschüttelt; die Parallelkolben blieben ungeschüttelt. In der nachfolgenden Tabelle I, welche auch die Art und Menge der verwendeten Zusatzstoffe zu den einzelnen Reihen angibt, sind die Stickstoffgewinne für die

geschüttelten (a) und die ungeschüttelten (b) Kolben separat verzeichnet.

TABELLE I.

(200 cm³ Nährlösung I mit 1% Glukose).

(Versuchsdauer 14 Tage).

Geimpft mit A. *chroococcum*, schwarzer Abart.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg			
		insgesamt		pro 1 gr Glukose	
		a	b	a	b
1.	Kein weiterer Zusatz . .	1·77	0·40	0·88	0·20
2.	4·05 mg $Al(OH)_3$ als dialys. Hydrosol	0·00	0·00	0·00	0·00
3.	17·0 mg $Fe(OH)_3$ als dialys. Hydrosol	0·16	0·12	0·08	0·06
4.	7·0 mg $Si(OH)_4$ als dialys. Hydrosol	0·09	0·16	0·04	0·08
5.	150 mg $CaCO_3$	1·63	2·33	0·81	1·16
6.	200 mg carbo tiliae pulveris.	1·29	2·28	0·65	1·14
7.	150 „ „ ossium „	3·19	— [1]	1·60	—
8.	150 „ „ sanguinis mit Säure gereinigt . . .	1·57	2·13	0·52	0·71
9.	60 mg Natriumhumat „aus dem Gärtchen“ . . .	13·70	21·42	6·85	10·71

Zu dem Versuch ist noch folgendes zu bemerken:

Versuchsreihe 8 mit Blutkohle wurde nicht gleichzeitig mit den übrigen Reihen, sondern etwa 3 Wochen später angestellt und die verwendete Nährlösung I enthielt 1·5% Glukose (statt 1% wie in den übrigen Reihen). Wegen der sauren Reaktion des Präparats fand in den beiden Kolben überhaupt keine Entwicklung statt, weshalb die beiden Kolben nach 4 Tagen aus dem Thermostaten herausgenommen und mit verdünnter Natronlauge bis zu schwach alkalischer Reaktion neutralisiert, dann vom neuen sterilisiert und infiziert wurden.

Die Hydrosole von $Al(OH)_3$, $Fe(OH)_3$ und $Si(OH)_4$ sind, um deren Ausfällung beim Sterilisieren der Nährlösungen möglichst zu

[1]) Beim Destillieren verunglückt.

verhüten, zuvor durch drei aufeinander folgende Tage bei 70—80° C. pasteurisiert und nach der zweiten Sterilisation noch heiß zu der nur teilweise abgekühlten Nährlösung mit sterilisierter Pipette zugesetzt worden.

Das makro- und mikroskopische Bild der Vegetation in den Versuchskolben war im allgemeinen dasselbe, wie im Kapitel über Morphologie (I, S. 114 ff.) beschrieben. In den Kolben der Reihen 2, 3 und 4[1]) blieben die Nährlösungen während der ganzen Versuchsdauer klar oder es bildeten sich vereinzelte, ganz winzige und kaum bemerkbare Oberflächenhäutchen; in den übrigen Kolben war schon am dritten Tag eine deutliche Trübung bemerkbar, ausgenommen Reihe 1, wo die Nährlösung erst am vierten, bezw. fünften Tage trübe wurde. Die geschüttelten Kolben (a) blieben trübe bis zum Abschluß des Versuchs; in den nicht geschüttelten (b) bildeten sich vom vierten Tage an, zuerst an den Glaswänden dann auch an der Oberfläche der Flüssigkeit schleimige Ansammlungen von Azotobakterkolonien, die namentlich in den Reihen 5, 6 und 9 bald zu dicklichen Kahmhäuten zusammenflossen, worauf etwa vom achten Tage an, die Flüssigkeiten sich nach und nach klärten.

Die Resultate dieser Versuchsreihe lassen sich mit bezug auf die Entwicklung und Stickstoffbindung des Azotobakter in folgende Sätze zusammenfassen:

1) Reine, dialysierte Hydrosole von $Al(OH)_3$, $Fe(OH)_3$ und $Si(OH)_4$, für sich allein angewendet, wirken hemmend sowohl auf die Entwicklung als auch auf die Stickstoffbindung des *Azotobacter chroococcum.*

2) Obgleich die erzielten Stickstoffgewinne im großen und ganzen mit Ausnahme des Natriumhumats sich in recht bescheidenen Grenzen bewegen, tritt doch der günstige Einfluß der sonstigen Zusatzstoffe ($CaCO_3$, Holz-, Knochen- und Blutkohle) auf die Stickstoffbindung unzweifelhaft hervor.

3) Das verwendete „Natriumhumat aus dem Gärtchen" gab mit Rücksicht auf die lange Versuchsdauer und den gänzlichen Verbrauch der Glukose verhältnismäßig nur geringe Stickstoffgewinne,

[1]) Das im morphologischen Teil (I, S. 116) beschriebene Vegetationsbild für $Si(OH)_4$-Hydrosol bezieht sich uf eine aus Leitungswasser mit 0·02% K_2HPO_4 hergestellte Nährlösung.

hat sich demnach, übereinstimmend mit den Befunden Krzemieniewski's in der Tat als „wenig wirksam“ erwiesen.

4) Das Schütteln der Kulturen bewirkte überall, wo überhaupt Stickstoffbindung stattfand, eine starke Depression (um zirka 30—90%) derselben. Eine Ausnahme bildete nur die Reihe 1, in welcher im geschüttelten Kolben (a) der Stickstoffgewinn über viermal größer war als im nicht geschüttelten.

Zu diesen Resultaten ist noch folgendes zu bemerken:

Ad 1). Die schädliche Wirkung der genannten Hydrosole wurde auch durch Parallelversuche auf Agarnährböden festgestellt. Die betreffenden Agarnährböden sind mit Nährlösung I, welche 1·5% Glukose enthielt, und unter Zusatz von annähernd gleichen Mengen der genannten Hydrosole für sich allein und in Kombination miteinander hergestellt worden. Namentlich hat sich das Hydrosol von $Fe(OH)_3$ als recht schädigend erwiesen. Zwar behinderte es die Entwicklung der Schleimkolonien und die Sporenbildung nicht, ja es beschleunigte sogar die letztere und die Anhäufung des schwarzbraunen Pigments in den Sporenmembranen, aber es entwickelten sich fast lauter Degenerationsformen und die fertigen, pechschwarzen Sporen zeigten keinen normalen Inhalt, vielmehr war derselbe in toto fettartig degeneriert. Bei den mit den Hydrosolen von $Al(OH)_3$ und $Si(OH)_4$ beschickten Agarnährböden waren die Degenerationserscheinungen nicht so weitgehend, aber die Entwicklung der Kolonien war im Vergleich zu dem mit reiner Nährlösung I versetzten Nähragar bedeutend schwächer und kam frühzeitig zum Stillstand.

Ad 2). Von den sonstigen Zusatzstoffen wirkte Knochenkohle am günstigsten. Tatsächlich lehrte die mikroskopische Untersuchung einiger in kleinen Erlenmeyerkolben angestellter Parallelkulturen, daß mit Knochenkohle versetzte Kulturen in den ersten 2—4 Tagen fast genau das gleiche Bild gaben, wie die mit Natriumhumat beschickten Kulturen; nach dieser Zeit änderte sich jedoch das Vegetationsbild vollständig und im weiteren Verlauf entwickelten sich vorwiegend faden- und kettenartige Involutionsformen. Gleiches wurde auch für Holzkohle beobachtet, doch trat hier der Umschlag in der Vegetation viel früher ein.

Daß Blutkohle gegenüber der Knochenkohle sich weniger wirksam erwies, hängt augenscheinlich damit zusammen, daß dieselbe mit Säure behandelt und dadurch ihrer wirksamen Bestandteile

größtenteils beraubt war; mit roher Blutkohle würde wohl das Resultat anders ausgefallen sein. Da jedoch Versuche mit den genannten Kohlenarten nur zu dem Zweck angestellt waren, um zu zeigen, daß auch organische Suspensoide von großer Oberflächenentwicklung und hoher Adsorptionskraft die Stickstoffbindung des *Azotobacter* im gleichen Sinne beeinflussen wie die kolloiden Humussubstanzen, so wurde die Sache nicht weiter verfolgt und weitere Versuche mit den betreffenden Kohlenarten nicht mehr unternommen.

Ad 3). Das fragliche „Natriumhumat aus dem Gärtchen" wurde, wie schon im ersten Teil dieser Studien (S. 114) erwähnt, von Krzemieniewski aus dem Boden des hiesigen Universitätsgärtchens gewonnen; auch in den weiter unten beschriebenen Versuchen kam dieses Natriumhumat ausschließlich zur Anwendung. Krzemieniewski (I, 14) erzielte bei Verwendung desselben Humats in 10 Tagen nur 8·1 mg Stickstoffgewinn pro 1 g verbrauchte Glukose, was mit dem obigen Resultat des Versuchs I gut übereinstimmt; bei Verwendung eines anderen aus dem Boden des hiesigen Versuchsfeldes gewonnenen Humats bekam er bei gleicher Menge und gleicher Versuchsdauer 17·1—17·7 mg Stickstoffgewinn pro 1 g verbrauchte Glukose in derselben Nährlösung. Das fragliche Humat erwies sich also tatsächlich als „wenig wirksam".

Ad 4). Man wäre versucht, die schädliche Wirkung des Schüttelns den mechanischen Wirkungen dieser Prozedur zur Last zu legen, wodurch, wie an anderer Stelle (I, S. 113) mitgeteilt wurde, eine Anzahl von Stäbchen getötet wird. Dieser Deutung widerspricht jedoch das Resultat der Reihe 1) und der Umstand, daß die Kulturen dieser ganzen Versuchsreihe eigentlich nicht geschüttelt, vielmehr nur in der Weise geschwenkt wurden, daß die Flüssigkeit in eine wellen- und kreisförmige Bewegung längs der Gefäßwände zuerst nach einer Richtung, dann auch nach entgegensetzter Richtung versetzt wurde und ein Anschlagen oder Aufstoßen der Flüssigkeit an die Gefäßwände dabei nicht stattfand. Da auch nach Abschluß des Versuchs bei mikroskopischer Prüfung der geschüttelten Kulturen keine abgestorbenen Stäbchen vorgefunden wurden, so muß angenommen werden, daß die starke Depression in der Stickstoffbindung der geschüttelten Kulturen nicht in den mechanischen Wirkungen des Schüttelns, sondern in anderen Ursachen zu suchen ist. Ich werde auf diese Frage noch weiter unten bei späteren Versuchen zurückkommen; hier mag nur erwähnt werden,

daß das Schütteln der Kulturen zufolge der ungünstigen Wirkung dieser Manipulation bei späteren Versuchen unterlassen wurde; eine Ausnahme davon bildete nur Reihe 20 im Versuch III, in welcher die Wirkungen des Schüttelns auf die Stickstoffbindung noch einmal geprüft werden sollten.

Versuch II.

Der Versuch war der Frage gewidmet, ob Kalzium- und Magnesiumkarbonate, welche mit Rücksicht auf ihre Verbreitung in den Kulturböden bei der Stickstoffbindung des *Azotobacter* die wichtigste Rolle spielen dürften, in reiner Glukoselösung mit den nötigen Nährsalzen für sich allein die Stickstoffbindungstätigkeit des *Azotobacter* zu steigern vermögen. Vorversuche, welche zum Teil in Erlenmeyerkölbchen von 250 cm^3 Inhalt, zum Teil in großen Kulturkolben (von 850 cm^3) angestellt waren und bei welchen die genannten Karbonate in Mengen von 20—50 mg pro 100 cm^3 Nährlösung I zugesetzt wurden, haben in der Tat den fördernden Einfluß dieser Zusätze auf die Stickstoffbindung außer Zweifel gestellt. Es wurden zwar in diesen Versuchen gegenüber der reinen Glukosenährlösung nur Stickstoffgewinne von kaum 0·5 — 0·75 mg erzielt, aber sie traten in sämtlichen Kolben regelmäßig und ausnahmlos ein. Ein gleiches Resultat lieferten auch Versuche mit Natrium- und Kaliumkarbonat, welche ebenfalls in geringen Mengen (20—65 mg) in Anwendung kamen.

Es sollte nun geprüft werden, ob durch größere Gaben von Kalzium- und Magnesiumkarbonat deren Wirkungen auf die Stickstoffbindung gesteigert werden können. Gleichzeitig wurde der Versuch in der Weise angestellt, daß es möglich wäre, eine Antwort auf die Frage zu erhalten, wie sich verschiedene Mutationen oder Varietäten eines und desselben Azotobakterstammes, welche nachweisbar eine aus der anderen in künstlichen Kulturen hervorgegangen sind, unter den gleichen Bedingungen und gegenüber gleichen Mengen von Kalzium- und Magnesiumkarbonaten verhalten.

Da solche Versuche auch später mit Natriumhumat und anderen bei diesen Versuchen gebrauchten Zusatzstoffen durchgeführt wurden, so mag an dieser Stelle kurz berichtet werden, daß die beiden in Rede stehenden Mutationen aus einer Kultur des Krakauer Stammes in Beijerinck'scher Mannitnährlösung stammen, welcher geringe Mengen von Natriumhumat und Na_2NO_3 zugesetzt

waren und in welcher sich neben normalen Sporen vorwiegend fadenartige Involutionsformen mit degeneriertem Inhalt, nebenbei auch zahlreiche Mikroazotobakterzellen (Regenerationsformen) entwickelt haben. Bei Überimpfungen aus dieser Kultur auf Agarnährböden wurden stets entweder ganz reine Kolonien des normalen, bei der Reife sich schwarz verfärbenden Krakauer Azotobakterstammes oder ausschließlich weiße Kolonieenbeläge, die sich wochenlang unverändert erhielten und erst beim Eintrocknen schwach lichtbraun wurden, oder schließlich Mischkulturen von beiden Abarten erhalten. Bezüglich der übrigen Differenzen und sonstiger Eigentümlichkeiten dieser beiden Abarten verweise ich auf den biologischen Teil dieser Studien; an dieser Stelle werde ich die beiden Abarten kurz als Krakauer Stamm „schwarz" oder „weiß" bezeichnen.

Zum Versuch kam Nährlösuug I mit 1·5% Glukose zu 200 cm^3 pro Kolben in Anwendung. Die Versuchsanordnung war derart getroffen, daß ein Kolben jeder Reihe mit $CaCO_3$, der Parallelkolben mit der gleichen Gewichtsmenge $MgCO_3$[1]) beschickt wurde. Für die einzelnen Reihen betrugen die Zusatzmengen 0·25%, 0·5% und 1·0% $CaCO_3$ oder $MgCO_3$. Da auch die Wirkung größerer Gaben $CaCO_3$ und $MgCO_3$ auf dieselbe Nährlösung I mit Natriumhumat erprobt werden sollte, so wurden zwei Kontrollreihen eingeschaltet, von denen die eine (Nr. 10) nur reine Nährlösung I ohne irgendwelche Zusätze enthielt und mit *A. chroococcum* „schwarz" geimpft war, die andere (Nr. 19) mit 0·1% Natriumhumat versetzt und mit *A. chroococcum* „weiß" geimpft wurde.

Die Nährlösung wurde mit Rücksicht auf die mit Natriumhumatzugabe eingeschalteten Reihen ohne Zusatz von $FeCl_3$ bereitet und dasselbe erst nach Füllung zu den einzelnen Kolben tropfenweise hinzugefügt. Leider bekamen die Kolben der Reihe 10 durch ein Versehen eine konzentriertere Lösung von $FlCl_3$, als die übrigen Kolben; dies bewirkte, daß in den beiden Kolben dieser Reihe die Entwicklung des *Azotobacter* zurückblieb und bis zu Ende schwach war. Der Versuch wurde nach 12 Tagen abgeschlossen; die Temperatur im Thermostaten betrug während der Versuchsdauer 25—26 C. Die Resultate sind mit Bezug auf die erzielten Stickstoffgewinne in Tabelle II zusammengestellt.

[1]) Sowohl zu diesem als ach zu den anderen Versuchen wurde das basische Magnesiumkarbonat (die sogen. Magnesia alba) verwendet.

TABELLE II.

(200 cm³ Nährlösung I mit 1·5% Glukose).

(Versuchsdauer 12 Tage).

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg insgesamt $CaCO_3$	Stickstoffgewinn in mg insgesamt $MgCO_3$	pro 1 g Glukose $CaCO_3$	pro 1 g Glukose $MgCO_3$
	A) Geimpft mit *A. chroococcum*, schwarz.				
10.	Kein weiterer Zusatz	0·38		0·13	
11.	0·25% $CaCO_3$ oder $MgCO_3$	2 67	1·09	0·89	0·36
12.	0·50% „ „ „	1·26	1·26	0·42	0·42
13.	1·00% „ „ „	1·05	1·75	0·35	0 58
14.	1·00% „ „ „ + 0·1% Natriumhumat	26·63	23·19	8·88	7·73
	B) Geimpft mit *A. chroococcum*, weiss.				
15.	0·25% $CaCO_3$ oder $MgCO_3$	1·26	1·19	0 42	0·40
16.	0·50% „ „ „	0 98	0 89	0·33	0 30
17.	1·00% „ „ „	0·85	1·61	0·28	0·54
18.	1·00% „ „ „ + 0·1% Natriumhumat	22·42	10·35	7·47	3·45
19.	0·1% Natriumhumat	29·88		9·96%	

Die durch Zusatz von größeren Mengen $CaCO_3$ und $MgCO_3$ erzielten Stickstoffgewinne sind zwar gering, immerhin aber groß genug, um die fördernde Wirkung der fraglichen Karbonate auf die Stickstoffbindung außer Zweifel zu stellen. Die Resultate dieser Versuchsserie lassen sich, wie folgt, zusammenfassen, wenn man auch die in Vorversuchen erzielten Stickstoffgewinne mit berücksichtigt.

1) Größere Gaben von Karbonaten der alkalischen Erden bewirken eine Steigerung der Stickstoffbindung, welche wahrscheinlich für $CaCO_3$ die Grenze von 0·25% nicht übersteigt; wird diese Grenze überschritten, so tritt mit der Steigerung der Gabe eine Depression in der Stickstoffbindung ein.

2) Für $MgCO_3$ läßt sich ein Anwachsen der Stickstoffbindung erst bei größeren Gaben dieses Salzes konstatieren; die höchsten Stickstoffgewinne wurden hier bei 1% erzielt.

3) Für die Ausnützung dieser Energiequelle der Stickstoffbindung scheint jedoch die Herkunft des *Azotobacter*, bezw. seine konstitutionelle Beschaffenheit und Disposition ausschlaggebend zu sein. Selbst Abarten oder Varietäten, welche nachweisbar aus einem und demselben Stamme hervorgegangen sind, sind für gleiche Gaben von $CaCO_3$ sehr verschieden disponiert.

4) Zusatz von 1% Kalzium- oder Magnesiumkarbonat zu Natriumhumat drückt die Wirkung des letzteren bedeutend herab. und zwar viel stärker bei Magnesium-, als bei Kalziumkarbonat. Auch diese deprimierende Wirkung größerer Gaben von Karbonaten offenbart sich in sehr verschiedenem Grade selbst bei Abarten oder Mutationen eines und desselben Stammes.

Vorgreifend möchte ich an dieser Stelle erwähnen, daß, wie spätere Versuche ergaben (s. Versuch VII), die „weiße" Abart des Krakauer *A. chroococcum* sich durch eine größere Stickstoffbindungsenergie auszeichnet als die normale schwarze Form desselben Stammes.

Versuch III.

Nachdem durch den Versuch I und durch Parallelversuche auf Agarnährboden festgestellt worden war, daß reine Hydrosole der Kieselsäure und des Eisen- und Aluminiumhydroxyds für die Stickstoffbindung des *Azotobacter* nicht in Frage kommen, ja sogar direkt schädigend wirken, war die nächste Aufgabe zu prüfen, wie sich dieselben in ihren Salz- und anderen Verbindungen verhalten.

Der nächste Versuch hatte den Zweck, die Wirkung der Silikate sowohl für sich allein als auch in Kombination mit Karbonaten der alkalischen Erden in mineralischer Glukosenährlösung einer Prüfung zu unterziehen. Zu diesem Behufe wurden Natrium-, Eisen- und Aluminiumsilikat gewählt, sämtliche aus der Fabrik von E. Merck in Darmstadt bezogen. Alle diese Präparate haben keine einheitliche Zusammensetzung und waren auch nicht ganz frei von Beimengungen. Natriumsilikat enthielt Spuren von Eisenverbindungen, Eisensilikat größere Mengen von Natriumsilikat und Chloriden; auch das Aluminiumsilikat war nicht frei davon. Für die Wahl des Eisensilikats war der Umstand maßgebend, daß Remy und Rösing (I, 17) mit diesem Präparat ziemlich hohe Stickstoffgewinne in Beijerinck'scher Mannitnährlösung erzielt haben; leider geben sie über den Ursprung, die Zusammensetzung und

Reinheit des verwendeten Präparats nichts an. Von den Karbonaten kam, wie in allen übrigen hier beschriebenen Versuchen, der aus Kalkwasser gefällte kohlensaure Kalk in Anwendung.

Die Versuchskolben erhielten wieder je 200 cm³ Nährlösung I mit 1·5% Glukose und wurden nach zweimaliger Sterilisation im Dampfstrom mit der „weißen" Abart des Krakauer *A. chroococcum* aus einer älteren Agarkultur infiziert. Der Agarnährboden dieser Kultur bestand aus derselben Nährlösung I mit Zusatz von zirka 10 mg $Si(OH)_4$-Hydrosol pro 100 cm³ Nähragar. Die Kultur entwickelte ziemlich reichliche Kolonieen, die jedoch, wie es sich in der Folge herausstellte, in ihrer Vegetationskraft geschwächt waren, welcher Umstand wohl auch auf das Resultat dieses Versuchs nicht ohne Einfluß war. Der Versuch dauerte 12 Tage bei einer Temperatur von 25–26° C. im Thermostaten. In der Reihe 20, welche nur reine Nährlösung I ohne Zusätze erhielt, wurde der eine Kolben (a) zweimal täglich geschüttelt, der andere Kolben blieb in Ruhe. Die übrigen Details des Versuchs sind aus der Tabelle III zu ersehen.

Die Entwicklung der Kulturen war in sämtlichen Reihen von Anfang an schwach, doch bildeten sich überall mit Ausnahme der Reihen 20 und 27 am 4. Tage dünne Oberflächenhäutchen, die sich später etwas verdickten. Die mikroskopische Prüfung der Kulturen nach Abschluß des Versuchs ergab, daß in den Kulturen mit größerem Zusatz von Natriumsilikat *Azotobacter* zu langen und vielfach gewundenen Fäden ausgewachsen war, eine Erscheinung, die auch im Versuch II in sämtlichen Kolben, welche Magnesiumkarbonat enthielten, mehr oder weniger ausgeprägt zutage trat.

Glukose wurde in sämtlichen Reihen nicht verbraucht.

(Sieh Tab. III Seite 875).

Wie aus der Tabelle ersichtlich, waren die Stickstoffgewinne auch in dieser Versuchsreihe sowohl absolut als auch relativ (pro 1 g verabreichte Glukose) gering. Trotzdem tritt der fördernde oder schädigende Einfluß der angewendeten Zusatzstoffe oder Manipulationen deutlich zum Vorschein.

Was zuerst das Schütteln anlangt, so wirkte diese Prozedur auch hier in reiner Nährlösung günstig, wenn auch der dadurch erzielte Stickstoffgewinn weit hinter dem der Reihe 1 im Versuch I zurückblieb, welches Ergebnis wohl zum größten Teil auf die

TABELLE III.

(200 cm³ Nährlösung I mit 1·5% Glukose).

(Versuchsdauer 12 Tage).

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg insgesamt	Differ. + —	pro 1 g Glukose
		a b		a b
20.	Kein Zusatz[1]	0·84 0·63		0·28 0·21
21.	12·5 mg Natriumsilikat	0·84	0·14	0·28
22.	25·0 „ „	1·82	0·15	0·61
23.	25·0 „ „ + 50·0 „ Kalziumkarbonat	1·45	0·25	0·48
24.	25·0 „ Natriumsilikat + 100·0 „ $CaCO_3$	1·40	0·14	0·47
25.	50·0 „ Eisensilikat	0·86	0·10	0·29
26.	50·0 „ „ + 100·0 „ $CaCO_3$	1·52	0·03	0·51
27.	50·0 „ Aluminiumsilikat	0·21	0·00	0·07
28.	50·0 „ „ + 100·0 mg $CaCO_3$	2·38	0·71	0·79

geschwächte Vegetationskraft des verwendeten Impfmaterials, zum anderen Teil vielleicht auch auf die spezifischen Eigenschaften der Abarten zurückzuführen wäre.

Aluminiumsilikat und Eisensilikat, für sich allein angewendet, verhielten sich verschieden. Während ersteres ebenso wie das Hydrosol von $Al(OH)_3$ hemmend wirkte, war die Wirkung des letzteren fast indifferent, denn es bewirkte gegenüber der reinen Nährlösung (geschüttelt) keine Erhöhung der Stickstoffbindung. Auch das Natriumsilikat zeigte sich bei kleinen Gaben von 0·0125% fast unwirksam, förderte jedoch sichtlich die Stickstoffbindung bei Verdoppelung dieser Gabe.

Wenn Remy und Rösing in ihren Versuchen mit Eisensilikat ziemlich namhafte Stickstoffgewinne erzielten, so ist dieses Ergebnis entweder auf eine stärkere Verunreinigung des von ihnen

[1]) In Reihe 20 wurde der eine Kolben (a) geschüttelt, der andere blieb ungeschüttelt, wie in Reihe 1.

verwendeten Präparats mit Natriumsilikat, vielleicht auch mit anderen Beimengungen, oder, was ich für wahrscheinlicher halte, darauf zurückzuführen, daß das verwendete Eisensilikat erst in Verbindung mit den übrigen in der Beijerinck'schen Mannitnährlösung, zu welcher gewöhnliches Wasser in Anwendung kam, enthaltenen und nicht näher bekannten Stoffen zur Wirkung gelangte.

Bemerkenswert ist auch die Wirkung des $CaCO_3$ in Kombination mit Eisen-, Aluminium- und Natriumsilikat. Während dasselbe in Verbindung mit den beiden ersteren die Stickstoffbindung steigerte, drückte es dieselbe in Kombination mit letzterem teilweise herab. Es ist wohl möglich, daß $CaCO_3$ für sich allein, also ohne Zusatz von Eisen-, bezw. Aluminiumsilikat ebenso oder vielleicht noch besser gewirkt hätte. Aus der deprimierenden Wirkung eines Zusatzes von $CaCO_3$ zu Natriumsilikat wäre zu schließen, daß beide Stoffe, obgleich sie für sich allein die Stickstoffbindung befördern, doch nicht genau im gleichen Sinne wirken. Wir werden uns mit dieser Frage noch weiter unten zu beschäftigen haben.

Versuch IV.

Nachdem durch die oben beschriebenen Versuche erwiesen worden war, daß das rein mineralische Hydrosol des Ferrihydroxyds die Stickstoffbindung des *Azotobacter* nicht nur nicht begünstigt, sondern im Gegenteil dieselbe stark herabdrückt, war es angezeigt zu prüfen, wie sich dasselbe in Zuckerauflösung verhält. Bekanntlich haben Remy und Rösing in Beijerinck'scher Mannitnährlösung durch Zusatz von $Fe(OH)_3$-Sakcharosol ansehnliche Stickstoffgewinne (7·88 mg N pro 1 g Mannit bei Zusatz von 15 mg Fe_2O_3 pro 100 cm^3) erreichen können. Auch ich habe in einer Reihe von Vorversuchen, welche mit dem käuflichen „ferrum oxydatum sacchar. solubile“ der Apotheken angestellt wurden und hauptsächlich morphologischen Zwecken dienten, einen fördernden Einfluß dieses Präparats auf die Stärke der Vegetation und bei Zusatz von $CaCO_3$ in größeren Mengen auch einen gänzlichen Verbrauch der Glukose konstatieren können. Es galt nun zu prüfen, welche Wirkung das Sakcharosol von $Fe(OH)_3$ in reiner Glukosenährlösung sowohl für sich allein als auch in Verbindung mit den anderen bei der Stick-

stoffbindung als wirksam erkannten Stoffen, wie Kalziumkarbonat und Natriumsilikat, hervorbringt.

Auch dieser Versuch wurde mit Nährlösung I mit 1·5% Glukose zu je 200 cm^3 pro Kolben ausgeführt. Das Ferrihydroxyd wurde nicht als dialysiertes Hydrosol in Zuckerlösung, welches in einigen Versuchen ebenfalls verwendet wurde, sondern für diesen Versuch in ähnlicher Weise, wie von Remy und Rösing, frisch bereitet. Zu diesem Zwecke wurde 1 g Eisenchlorid in einer Lösung von 10 g Sakcharose aufgelöst und zu der Lösung genau 0·74 g NaOH in starker Verdünnung unter stetigem Umrühren der Flüssigkeit zugesetzt. Die fertige Lösung erhielt keine weiteren Zusätze, reagierte schwach alkalisch und hielt sich wochenlang klar ohne Ausflockung; nach längerer Zeit fand jedoch mit dem „Alter" der Lösung eine Ausflockung statt, weshalb zu späteren Versuchen das Sakcharosol immer frisch bereitet werden mußte.

Um Koagulation des $Fe(OH)_3$ beim Kochen im Dampfstrom zu verhüten, wurde das Sakcharosol pasteurisiert und heiß zu den noch nicht abgekühlten Kolben zugesetzt. Trotzdem fiel es unter dem Einfluß der in der Nährlösung enthaltenen Salze aus, hielt sich jedoch in Lösung in denjenigen Kolben, welche gleichzeitig Natriumsilikat erhalten hatten. Diese Beobachtung wurde beim nächsten Versuch V, z. T. auch bei anderen Versuchen, entsprechend verwertet.

Als Impfmaterial diente wieder die „weiße Abart" des Krakauer Stammes, einer Agarkultur (mit reiner Nährlösung I ohne irgend welche Zusätze) entnommen. Die Entwicklung der betreffenden Kultur war schwach, aber nicht degenerativ. In der Reihe 38 wurde statt $Fe(OH)_3$ $Mn(OH)_3$ in Zuckerlösung gegeben; letzteres stammte aus der Fabrik von E. Merck und enthielt nach der Mitteilung der Fabrik zirka 3% Mn_3O_4 und 50% Zucker.

Die Versuchsdauer betrug 14 Tage, die Temperatur im Thermostaten 25—26° C. Der Versuch konnte eigentlich schon nach 10 Tagen abgebrochen werden, da vom 8. Tage an die anfänglich starke Entwicklung der Kulturen ganz zum Stillstand kam; er wurde jedoch absichtlich verlängert, um einen Vergleich mit den oben erwähnten 14-tägigen Versuchen von Remy und Rösing anstellen zu können. Glukose ist in sämtlichen Kulturen nicht verbraucht worden. Art und Menge der in Anwendung gekommenen Zusatzstoffe sind in Tabelle IV nachzusehen.

TABELLE IV.

(200 cm³ Nährlösung I mit 1·5% Glukose).

(Versuchsdauer 14 Tage).

Geimpft mit *A. chroococcum*, weißer Abart.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg insgesamt	Differ. + —	pro 1 g Glukose
29.	Kein Zusatz	0·61	0·02	0 20
30.	6 mg $Fe(OH)_3$-Sakcharosol	0·91	0·14	0·30
31.	9 " " "	1·12	0·28	0·37
32.	6 " " " +30 " $CaCO_3$	1·33	0·16	0·44
33.	6 " $Fe(OH)_3$-Sakcharosol +25 " Natriumsilikat	2·22	0·75	0·74
34.	6 " $Fe(OH)_3$-Sakcharosol +30 " $CaCO_3$ +25 " Natriumsilikat	2·32	0·14	0·77
35.	9 " $Fe(OH)_3$-Sakcharosol +45 " $CaCO_3$	1·26	0·00	0·42
36.	9 " $Fe(OH_3)$-Sakcharosol +37·5 " Natriumsilikat	2·32	0·28	0·77
37.	9 " $Fe(OH_3)$-Sakcharosol +45 " $CaCO_3$ +37·5 " Natriumsilikat	2·56	0 07	0·85
38.	2 cm³ Manganum oxydatum saccharatum (Merck)	—	—	—[1])

Das Resultat des Versuchs entsprach keineswegs den gehegten Erwartungen. Wie in allen vorhergehenden Versuchen ohne Natriumhumat und ohne sonstige organische Substanzen waren auch hier die Stickstoffgewinne sowohl absolut als auch relativ nur gering. Trotzdem läßt ein Vergleich der absoluten und relativen Ziffern der Stickstoffanreicherung deutlich erkennen, daß die verwendeten Zusatzstoffe nicht ohne Einfluß auf die Stickstoffbindung geblieben sind, nur sind die Wirkungen der Zusatzstoffe überall

[1]) Nicht analysiert, da keine Entwicklung.

schwach gewesen. Das allgemeine Resultat des Versuchs läßt sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1) Ferrihydroxydsakcharosol für sich allein in Gaben von 0·006—0·009% übt in reiner Glukosenährlösung, welche nur Mineralsalze enthält, nur eine sehr schwache Wirkung auf die Stickstoffbindung des *Azotobacter* aus; dieselbe erhöht sich nicht oder kaum in Gegenwart von Kalziumkarbonat, wohl aber bei Gegenwart von Natriumsilikat.

2) Die günstige Wirkung des Natriumsilikats in Verbindung mit Ferrihydroxydsakcharosol wird durch Zugabe von $CaCO_3$ nicht wesentlich gesteigert, aber auch nicht herabgedrückt, woraus wieder geschlossen werden kann, daß beide Stoffe zwar ähnlich wirken, aber ihre Wirkungen sich nicht zusammenaddieren.

Bezüglich der Reihe 38 mit Manganhydroxyd in Zuckerlösung ist zu bemerken, daß in den beiden Kolben dieser Reihe, von welchen einer außerdem einen Zusatz von 30 mg $CaCO_3$ pro 100 cm³ erhielt, eine Azotobaktervegetation sich nicht entwickelt hat, auch mikroskopisch bis auf vereinzelte Zellen nicht konstatieren ließ. Ich bin umso weniger in der Lage, das Ausbleiben der Entwicklung in diesen beiden Kolben zu erklären, als Vorversuche ergeben haben, daß das fragliche Präparat in kleinen Gaben, namentlich in Gegenwart von Kalziumkarbonat oder Natriumsilikat, keineswegs hemmend wirkt und in morphologischer Beziehung in ähnlicher Weise wie das Ferrihydroxydsakcharosol die Ausbildung der in Gallerthüllen eingekapselten Azotobakterkolonien begünstigt. Einige dieser Vorversuche, welche in kleinen Erlenmeyerkölbchen angestellt und mit je 50 cm³ der gleichen Nährlösung I unter Zusatz von 0·5 cm³ desselben Manganhydroxyds beschickt waren, wurden analysiert und ergaben nach 33 Tagen bei gänzlichem Verbrauch der Glukose folgende Stickstoffgewinne pro 1 g Glukose in 100 cm³ Nährlösung:

1) bei Zusatz von 50 mg $CaCO_3$ und 10 mg Natriumsilikat 2·40 mg
2) „ „ „ 75 „ „ ohne „ 2·64 „

Sämtliche oben beschriebenen Versuche führten übereinstimmend zu dem Ergebnis, daß anorganische Stoffe, gleichviel, ob sie wie Natriumsilikat und die Sakcharosole von $Fe(OH)_3$ und $Mn(OH)_3$ kolloider, oder wie die Karbonate der Alkalien und alkalischen Erden kristalloider und suspensoider Natur sind, auf die Stickstoff-

bindung des *Azotobacter*, falls sie dieselbe überhaupt begünstigen, nur eine sehr schwache Wirkung ausüben. Nach diesem Ergebnis zu urteilen, schien es plausibel zu sein, daß insbesondere anorganische Kolloide vielleicht erst in Verbindung mit kolloiden organischen Substanzen, wie solche in den Humusstoffen vorkommen, zur vollen Wirksamkeit gelangen. Einer solchen Deutung der bisherigen Versuchsergebnisse widersprachen jedoch nicht nur Erwägungen allgemeiner Natur, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll, sondern auch die Ergebnisse eines Versuchs von Kaserer (I, 16), welcher in rein mineralischer kolloider Nährlösung und bei Verwendung von reiner Glukose in 10 Tagen, beim gänzlichen Verbrauch der letzteren, Stickstoffgewinne von 10·25—12·45 mg pro 1 g Glukose erlangte. Daraus war aber zu schließen, daß die schwache Wirksamkeit der mineralischen Kolloide in den vorhergehenden Versuchen durch andere Ursachen bedingt werden mußte. Zuerst lag es nahe zu vermuten, daß die Zusammensetzung der verwendeten Nährlösung I ungeeignet und an dem Ergebnis schuld war; diese Vermutung mußte jedoch fallen gelassen werden in Anbetracht des Umstandes, daß dieselbe Nährlösung bei Zusatz von „Natriumhumat aus dem Gärtchen" die höchsten Stickstoffgewinne ergab, welche überhaupt mit diesem Präparat erlangt werden konnten. Der Grund der geringen Stickstoffgewinne mußte demnach entweder in den allzu großen Mengen der verwendeten Nährlösung und der dadurch bedingten Behinderung des Gasaustausches und der Aeration oder in der Anwendung von zu kleinen Mengen der geprüften anorganischen Kolloide gesucht werden.

Der nächste Versuch sollte über diese Fragen Entscheidung bringen.

Versuch V.

Zu dem Versuch kam wieder Nährlösung I mit 1·5% Glukose in Anwendung, die Kolben wurden jedoch statt mit 200 cm^3 nur mit 100 cm^3 Nährlösung beschickt. Zur Prüfung auf die physiologische Wirkung bei der Stickstoffbindung gelangten in erster Linie diejenigen mineralischen Kolloide, welche bei den vorhergehenden Versuchen sich als die wirksamsten erwiesen haben: Ferrihydroxydsakcharosol und Natriumsilikat, beide in entsprechender Mischung miteinander. Außerdem wurden der Prüfung unterzogen: Ferrihydroxyd als Hydrosol in Verbindung mit Natriumsilikat und

Ferrihydroxydsakcharosol in Verbindung mit Kalzium- und Magnesiumkarbonat, schließlich zum Vergleich auch die kolloide Ferri- und Aluminiumsilikatlösung von Kaserer seines Versuches Nr. 24. Letztere wurde genau nach dessen Vorschrift bereitet (aus 2·0 g $Al_2(SO_4)_3$, 0·5 g $FeCl_3$ und 3·0 g Kaliumsilikat), doch ging nur ein Teil (etwa $^2/_3$) des aus der Lösung von $Al_2(SO_4)_3$ und $FeCl_3$ durch Fällung mit Natriumphosphat gebildeten zum Teil kolloiden Niederschlags nach Zusatz von Kaliumsilikat durch starkes Schütteln in Lösung über; der Rest blieb als flockiges Gel ungelöst. Ein zweiter Versuch, die Lösung frei vom Niederschlag herzustellen, ergab das gleiche Resultat.

Die im vorigen Versuch gemachte Beobachtung, daß Natriumsilikat für Ferrihydroxyd als Schutzkolloid wirkt und letzteres in Lösung hält, gab Veranlassung zu einer Reihe von Versuchen, welche den Zweck hatten aufzuklären, ob solche Lösungen höhere Hitzegrade ohne Ausflockung vertragen. Die Versuche, zu denen auch das Hydrosol von $Fe(OH)_3$ herangezogen wurde, lehrten, daß bei entsprechender Konzentration der Natriumsilikatlösung sowohl das Hydrosol als auch das Sakcharosol des Ferrihydroxyds durch ein halbstündiges Erhitzen im strömenden Dampf nicht ausgeflockt werden. Ein weiterer Versuch zeigte, daß auch frisch bereitetes Ferrihydroxydsakcharosol durch 15—20 Minuten langes Erhitzen im Dampftopf nicht ausgefällt wird.

Der Versuch wurde in zwei Serieen *A* und *B* ausgeführt. Beide Serieen erhielten die gleiche Nährlösung I, nur mit dem Unterschied, daß in Serie *A* der Zusatz von 5 mg K_2HPO_4 in Wegfall kam. Die Erfahrungen über die Schutzwirkungen des Natriumsilikats gegen Ausflocken des Ferrihydroxyds wurden in folgender Weise bei der Anstellung des Versuchs nutzbar gemacht. Es wurden zuerst Glukose und Mineralsalze in der Hälfte des erforderlichen Wassers aufgelöst und die Kolben mit je 50 cm³ dieser Nährlösung beschickt. Zu den Kolben der Reihen 39 und 44 wurden sogleich weitere 50 cm³, zu den Kolben der Reihen 40 und 45 nur je 30 cm³ aq. dest. gegeben. Sodann wurden sämtliche Kolben im Dampftopf sterilisiert und beim zweiten Sterilisieren die frisch bereiteten Lösungen des reinen Ferrihydroxydsakcharosols und des Hydrosols und Sakcharosols von $Fe(OH)_3$ in Natriumsilikatlösung, schließlich auch die mineralische Kolloidlösung Kaserer's, welche zuvor vorschriftsmäßig auf 2 Atmosphärendruck im Autoklaven

erhitzt war, in den Dampftopf gestellt. Nach beendeter Sterilisation wurden die Versuchskolben mit je 50, bezw. 20 cm³ der entsprechenden Zusatzlösungen bis zu 100 cm³ aufgefüllt. Die Versuchskolben wurden nach Abkühlung mit Sporen der gewöhnlichen „schwarzen Abart“ des *Az. chroococcum* (Krakauer Stamm) infiziert und dann in den Thermostaten gestellt. Der Versuch dauerte 10 Tage, die Temperatur während der Versuchsdauer betrug 27·5—28·5 C. Über die Menge der verwendeten Zusatzstoffe und die erzielten Stickstoffgewinne gibt die nachfolgende Tabelle V Aufschluß. Zu erwähnen wäre noch, daß das $Fe(OH)_3$-Sakcharosol sofort nach Zusatz zu den Kolben der Reihen 40 und 45 ausgefällt wurde, und zwar war diese Ausfällung in Reihe 40 (mit $MgCO_3$-Zusatz) beinahe vollständig, während in der Reihe 45 (mit $CaCO_3$) ein Teil des Sakcharosols in Lösung blieb.

Über die Azotobaktervegetationen in den einzelnen Reihen ist folgendes zu berichten. Die Flüssigkeiten in den Kolben der Reihen 39 und 44 blieben während der ganzen Versuchsdauer wasserklar, und es bildeten sich nur ganz feine, vereinzelte Schlieren auf deren Oberfläche. In den übrigen Reihen (Reihe 43 und 48 ausgenommen, in welchen wegen der starken Opaleszenz der Nährlösung anfänglich nichts zu sehen war) trat schon am nächsten Tage merkliche Trübung ein, welche in den Reihen 42 und 47 schon am dritten Tage zur Bildung von Kahmhäuten mit an die Glaswände anhaftenden weißlichen Ringen führte. In den übrigen Reihen war von Kahmhäuten anfangs nichts zu sehen, sie erschienen erst am fünften Tage in den Parallelreihen 41 und 46. Am selben Tage wurden auch in den Kolben der Reihen 43 und 48 die ersten Spuren einer schon weit fortgeschrittenen Vegetation beobachtet, und zwar in Form von schwarzen, punktförmigen Flokken, welche sich rings um die Glaswände ansammelten und wohl nur als Anhäufungen von reifen Sporen gedeutet werden konnten; beim Abschluß der Versuchs waren diese Flecke zu einem zusammenhängenden, schwarzen Ringe zusammengeflossen. In den Reihen 40 und 45 kam es überhaupt nicht zur Ausbildung einer echten zusammenhängenden Kahmhaut, obgleich auch hier die Azotobaktervegetationen sich mit der Zeit an der Oberfläche angesammelt haben und die Nährlösungen sich klärten. Nach Abschluß des Versuchs zeigte es sich, daß die Kahmhäute überall verhältnismäßig dünn waren und wie chagriniert erschienen, d. h. körnige Zusammensetzung

zeigten. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß in sämtlichen Kulturen reichlich Sporen gebildet wurden, die zum Teil schon reif und frei, zum anderen Teil noch in Gallertkapseln eingehüllt waren. Insbesondere waren Gallertkolonien in den mit $Fe(OH)_3$-Hydrosol versetzten Kulturen reichlich vorhanden und schön ausgebildet, während in den mit Kaserer's Silikatlösung beschickten Kulturen keine Gallertkolonien, wohl aber zahlreiche, zu längeren Fäden ausgewachsene Stäbchen vorgefunden werden. Glukose war in den Parallelreihen 41 und 46, 42 und 47 bis auf Spuren oder

TABELLE V.

(100 cm³ Nährlösung I mit 1·5% Glukose).

(Versuchsdauer 10 Tage).

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg		
		insgesamt	Diff. + —	pro 1 gr Glukose
	Serie A ohne K_2HPO_4.			
39.	Kein Zusatz	0·26	0·04	0·17
40.	150 mg $MgCO_3$ 24 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol . . .	0·92	0·07	0·61
41.	75·00 mg Natriumsilikat 21·25 „ $Fe(OH)_3$-Hydrosol . . .	3·18	0·81	2·12
42.	75·00 „ Natriumsilikat 12·35 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol . .	3·09	0·21	2·06
43.	50 cm² kolloide Eisen-Aluminium-Silikatlösung Kaserer's	1·32	0·11	0·88
	Serie B mit 5 mg K_2HPO_4.			
44.	Kein Zusatz	0·32	0·07	0·21
45.	250 mg $CaCO_3$ 24 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol	1·25	0·03	0·83
46.	75·00 mg Natriumsilikat 21·25 „ $Fe(OH)_3$-Hydrosol . . .	3·63	0·25	2·42
47.	75·00 „ Natriumsilikat 12·35 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol . .	4·08	0·49	2·72
48.	50 cm³ Eisen-Aluminium-Silikatlösung Kaserer's	1·25	0·25	0·83

geringe Mengen aufgezehrt, in den übrigen Reihen noch reichlich vorhanden.

Vergleicht man zuerst die Resultate der beiden Serien *A* und *B* miteinander, so sieht man, daß der geringe Zusatz von 5 mg K_2HPO_4 mit Ausnahme der Reihe 48 überall günstig, wenn auch schwach gewirkt hat; in Reihe 48 ist aber die Depression so gering, daß sie durchaus zufällig genannt werden muß[1]). Diese günstige Wirkung des Dikaliumphosphats kann augenscheinlich nicht auf Rechnung der in demselben enthaltenen Kali- und Phosphorsäurenährstoffe gesetzt werden, da die zum Versuch verwendete Nährlösung I beide Nährstoffe im Überschuß enthielt. Es muß demnach angenommen werden, daß in diesem Falle K_2HPO_4 nicht direkt als Nährstoff, sondern indirekt und in ähnlicher Weise günstig gewirkt hat wie das Kali im Kaliumkarbonat und Natron im Natriumkarbonat oder Natriumsilikat. Ich verweise an dieser Stelle nur ganz kurz auf diese Erscheinung, welche mit den an der Stickstoffbindung des Azotobakter beteiligten chemischen und anderen Energieen in Verbindung steht, da diese Frage ein weiteres Studium erheischt und Gegenstand weiterer Untersuchungen sein soll.

Sodann zeigt der Versuch, daß das Hydrosol von $Fe(OH)_3$ nur für sich allein schädlich wirkt, in Verbindung mit Natriumsilikat jedoch, sogar in höheren Konzentrationen, eine die Stickstoffbindung begünstigende Wirkung ausübt. Diese Erkenntnis ist insbesondere deshalb wichtig und interessant, da anzunehmen ist, daß unter den natürlichen Verhältnissen des Bodens das Ferrihydroxyd nur in den seltensten Fällen als Sakcharosol, zumeist aber als Hydrosol vorkommt. Im übrigen lehrt der Versuch, daß das Hydrosol von $Fe(OH)_3$ in seinen Wirkungen dem Sakcharosol kaum nachsteht, wenn es durch Natriumsilikat in kolloider Lösung erhalten bleibt.

Ferner bestätigt der Versuch die Ergebnisse des vorhergehenden Versuchs, wonach die Wirkungen des $Fe(OH)_3$ durch Zusatz von $CaCO_3$ nicht gehoben werden. Dies hängt augenscheinlich damit zusammen, daß das kolloide $Fe(OH)_3$ in Gegenwart von $CaCO_3$ ausgeflockt wird. Magnesiumkarbonat wirkt noch stärker ausflockend

[1]) In der Tat lieferten zwei Kolben der Reihen 43 und 48 genau dasselbe Ergebnis von 1·37 mg N pro Kolben; in den zwei übrigen Kolben betrugen die Stickstoffgewinne 1·26, bezw. 1·12 mg.

als Kalziumkarbonat, wodurch sich auch die geringere Stickstoffbindung in der Reihe 40 gegenüber der Reihe 45 erklären läßt.

Auffallend sind die geringen Stickstoffgewinne, welche mit der kolloiden Eisen-Aluminiumsilikatlösung von Kaserer erhalten wurden. Der Grund dieses im Vergleich zu den von Kaserer erzielten hohen Stickstoffgewinnen negativen Ergebnisses kann sowohl in der Verschiedenheit der in beiden Fällen verwendeten Grundnährlösungen, als auch darin gesucht werden, daß in meinem Versuch, wie oben schon erwähnt, ein Teil des durch Fällung mit Natriumphosphat erhaltenen Niederschlags nach Zusatz von Kaliumsilikat nicht in Lösung ging. Meines Erachtens könnte jedoch, wenn diese Ursache ausschlaggebend wäre, die große Differenz in den erhaltenen Resultaten dadurch nicht erklärt werden. Mehr Wahrscheinlichkeit hat die andere Annahme für sich, daß in erster Linie die Zusammensetzung der in Anwendung gekommenen Nährlösungen der bestimmende Faktor war. Zuerst ist darauf hinzuweisen, daß im Versuche Kaserer's nur eine Nährlösung mit 1% Glukose, während in meinem Versuch eine solche von 1·5% in Anwendung kam; nun ist schon aus den Versuchen früherer Forscher zu entnehmen und wird sich in der Folge auch bei diesen Versuchen zeigen, daß überall dort, wo die sonstigen Energieen, welche für die Stickstoffbindungstätigkeit des Azotobakter in Frage kommen, in geringem Ausmaße zur Verfügung stehen, die Stickstoffbindung umso höher ausfällt, je weniger Glukose (selbstverständlich bis zu einer gewissen Grenze) die Nährlösung enthält. Zweitens erhielt die Nährlösung Kaserer's einen Zusatz von 0·01% $MnSO_4$, welcher in meinem Versuche in Wegfall kam. Wohl auf Grund dieses Zusatzes hat Kaserer geschlossen, daß Manganverbindungen, sowie die übrigen Verbindungen seiner Nährlösung: des Eisens, Aluminiums und der Kieselsäure für die Ernährung und demnach auch für die Stickstoffbindung des Azotobakter wichtig sind, die kolloide Beschaffenheit seiner Nährlösung und deren physikalisch-chemische Eigenschaften ganz aus dem Auge lassend. Nun ist es durchaus nicht ausgeschlossen, daß Zusatz von $MnSO_4$ hier nicht direkt ernährend, sondern indirekt auf die physikalisch-chemischen Eigenschaften der kolloiden Lösung gewirkt hat. Auch ist es möglich und ich halte es nach meinen Erfahrungen auch für wahrscheinlich, daß die in der Nährlösung Kaserer's enthaltenen Aluminiumverbindungen in ähnlicher Weise wirkten. Leider konnten diese

Fragen mit Rücksicht auf die Hauptziele, welche diesen Untersuchungen vorgesteckt wurden, experimentell nicht geprüft werden. An dieser Stelle habe ich diese Fragen nur deshalb berührt, um sie im Zusammenhange mit den Wirkungen anderer mineralischer Verbindungen vorzubringen und bei den weiter unten zu beschreibenden Versuchen, bei welchen, wenn auch nur gelegentlich und in anderen Nährmedien, Mangan- und Aluminiumverbindungen der Prüfung unterzogen wurden, Wiederholungen zu vermeiden.

An die oben beschriebenen Versuche reihen sich naturgemäß diejenigen an, welche den Einfluß bestimmter mineralischer Verbindungen auf die Wirksamkeit des „Natriumhumats aus dem Gärtchen" dartun sollten. Das fragliche Natriumhumat war schon bei den Versuchen von Krzemieniewski (I, 14) und Krzemieniewska (I, 15) gegenüber anderen Humaten von geringer Wirkung. Über die Ursachen der geringen Wirksamkeit dieses Humats und der intensiven Wirkung der anderen verwendeten Humate konnten jedoch die beiden Forscher nichts Näheres angeben. Es schien demnach eine dankbare Aufgabe zu sein, auf physiologischem Wege zu prüfen, ob und inwieweit durch Zusatz von bestimmten Mengen bestimmter mineralischer und organischer, kolloider und nichtkolloider Verbindungen die Wirksamkeit des in Rede stehenden Humats gehoben werden kann. An dieser Stelle soll nur über Versuche mit mineralischen Zusatzstoffen berichtet werden, während der Einfluß organischer Zusatzstoffe auf die Wirksamkeit des fraglichen Humats weiter unten zur Behandlung kommen soll. Erwähnt mag noch werden, daß die betreffenden Versuche auf's „Geratewohl" unternommen werden mußten, da das verfügbare Quantum des fraglichen Präparats zu gering war, um eine chemische Analyse desselben durchzuführen.

Versuch VI.

Der Versuch sollte über die befördernden, resp. hemmenden Wirkungen der durch vorhergehende Versuche als wirksam erkannten mineralischen Stoffe auf die Wirksamkeit des Natriumhumats aus dem Gärtchen Aufschluß geben.

Zur Anwendung kam wieder Nährlösung I mit 1·5% Glukose

und im Ausmaß von 200 cm³ pro Kolben; außerdem erhielt die Nährlösung 0·1 g Natriumhumat pro Kolben oder 0·05% pro 100 cm³. Das zu dem Versuch verwendete Ferrihydroxydsakcharosol wurde durch Zusatz von Rohrzucker aus dem Hydrosol bereitet. Art und Menge der sonstigen Zusätze sind aus der Tabelle VI zu ersehen. Nach dreimaliger Sterilisation im Dampftopf wurden sämtliche Versuchskolben mit der „weißen Abart" des Krakauer *Az. chroococcum* infiziert. Das Impfmaterial wurde einer vierwöchentlichen Agarkultur entnommen, welche neben Agar in Nährlösung I aufgelöst als Zusätze die Hydrosole von $Si(OH)_4$, $Al(OH)_3$ und das Hydrosol von $Fe(OH)_3$ in Zuckerlösung erhielt. Die Entwicklung der Kolonieen auf diesem Agarnährboden war eine ziemlich schwache mit zahlreichen Involutionsformen.

Der Versuch dauerte 10 Tage bei einer Temperatur von 25·5—26·5° C. im Thermostaten.

Nach Abschluß des Versuchs war Glukose noch überall reichlich vorhanden mit Ausnahme der Reihe 51, wo dieselbe bis auf geringe Spuren verbraucht wurde.

TABELLE VI.

(200 cm³ Nährlösung I mit 1·5% Glukose und 0·05% Natriumhumat).
(Versuchsdauer 10 Tage).

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg		
		insgesamt	Diff. + —	pro 1 g Glukose
49.	Kein Zusatz	15·81	0·68	5·27
50.	25 mg $CaCO_3$	16·04	0·08	5·35
51.	25 „ $MgCO_3$	21·52	3·58	7·17
52.	6 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol	2·04	0·85	0·68
53.	25 „ Natriumsilikat	16·25	0·91	5·42
54.	6 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol 25 „ Natriumsilikat	8·99	1·69	2·66
55.	6 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol 25 „ Natriumsilikat 25 „ $CaCO_3$	10·53	0·28	3·46

In bezug auf die durch Natriumhumat und die Zusatzstoffe erzielten Stickstoffgewinne sind folgende Resultate bemerkenswert:

1) Ferrihydroxydsakcharosol für sich allein drückte die Stickstoffbindung am stärksten, in Verbindung mit Natriumsilikat schwächer und in Verbindung mit letzterem und mit $CaCO_3$ am schwächsten, aber doch merklich, herab.

Wenn dieses Resultat nicht durch die Bereitungsweise aus dem Hydrosol bedingt wurde (bekanntlich zeigen kolloide mineralische Lösungen je nach der Art der Bereitung verschiedenes physikalisch-chemisches Verhalten), so könnte aus diesem Ergebnis geschlossen werden, daß das benutzte Natriumhumat Eisenhydroxyd im Überschuß enthält.

2) Natriumsilikat- und Kalziumkarbonatzusätze blieben ohne Wirkung, dagegen übte Magnesiumkarbonat einen stark fördernden Einfluß auf die Stickstoffbindung aus.

Daraus könnte gefolgert werden, daß Alkalisilikate und $CaCO_3$ im fraglichen Humat in genügender Menge vorhanden sind und nur ein Mangel an $MgCO_3$ vorkommt. Ist dieser Schluß richtig, so müßte weiter gefolgert werden, daß bei Anwesenheit von organischen Kolloiden, aus welchen Humusstoffe der Hauptsache nach bestehen, dem Magnesiumkarbonat eine andere Rolle zufällt wie dem Kalziumkarbonat und daß in diesem Falle beide Karbonate gegenseitig sich nicht ersetzen können.

Im allgemeinen waren jedoch die erzielten Stickstoffgewinne trotz der verhältnismäßig langen Dauer des Versuchs nur gering, was wohl darauf zurückzuführen war, daß das zur Impfung verwendete Material in seiner Vegetationskraft augenscheinlich geschwächt war. Aus diesem Grunde wurde der Versuch mit gewissen Abänderungen wiederholt.

Versuch VII.

Auch dieser Versuch wurde mit Nährlösung I mit 1·5% Glukose und mit je 200 cm^3 pro Kolben ausgeführt. Ein Teil der Kolben erhielt, wie im vorigen Versuch, 0·1 g = 0·05%, ein anderer Teil 0·2 g = 0·1% Natriumhumat. Sonst wurden die Versuchskolben genau in derselben Weise behandelt, wie im Versuch VI.

Geimpft wurden die Kolben mit den beiden Abarten des Krakauer *Az. chroococcum* in der Weise, daß ein Kolben (*a*) jeder Reihe mit der „schwarzen", der andere (*b*) mit der „weißen" Abart des Krakauer Stammes infiziert wurde. Das Impfmaterial wurde drei Monate alten Agarkulturen entnommen auf einem Agarnährboden,

welcher auf Leitungswasser mit Zusatz von 0·15% Natriumhumat und 0·05% K_2HPO_4 bereitet war. Die Entwicklung der beiden Abarten auf diesem Nährboden war überaus kräftig und durchaus normal.

Der Versuch wurde schon nach 6 Tagen abgebrochen mit Ausnahme der Reihe 64, welche noch 4 Tage, also zusammen 10 Tage im Thermostaten blieb. In dieser Reihe wurde der eine Kolben (*a*) mit demselben Impfmaterial wie die Kolben (*a*) der übrigen Reihen, der andere Kolben (*b*) mit Material aus derselben in ihrer Lebenskraft geschwächten Agarkultur wie im Versuch VI infiziert. Die Temperatur während der Versuchsdauer betrug 25—26° C. Über die sonstigen Details des Versuchs gibt nachstehende Tabelle VII Aufschluß.

Glukose war nach Abschluß des Versuchs in den meisten Versuchskolben (*b*) bis auf Spuren verbraucht worden, in den Reihen 56, 59 und den meisten Versuchskolben (*a*) noch reichlich vorhanden; in der Reihe 64 mit 10-tägiger Versuchsdauer war dieselbe in (*a*) total verbraucht, in (*b*) noch gut nachweisbar.

(Sieh Tab. VII Seite 890).

Die analytischen Befunde der Stickstoffanreicherung ergaben folgende Resultate und berechtigen zu folgenden Schlüssen:

1) Die weiße Abart des Krakauer Azotobakterstammes lieferte durchweg größere Stickstoffgewinne als die schwarze Stammform, aus der sie hervorgegangen war; sie ist demnach lebenskräftiger und physiologisch auch befähigter, die ihr gebotenen Kraftquellen der Stickstoffbindung besser auszunützen.

Diese höhere Lebenskraft kommt ihr jedoch nur dann zu, wenn sie, günstige Lebensbedingungen vorausgesetzt, sich normal zu entwickeln und zu vermehren vermag; wird sie unter ungünstigen Bedingungen kultiviert und dadurch geschwächt, dann geht auch ihre höhere Lebenskraft, wie das Resultat der Versuchsreihe 64 beweist, verloren.

2) Bei kurzer Versuchsdauer von nur 6 Tagen scheint das verwendete Natriumhumat in Gaben von 0·05% und für sich allein nicht imstande zu sein, die zu einer normalen Entwicklung des *Azotobacter* nötigen Bedingungen zu liefern; es erlangt aber diese Fähigkeit bei Verdoppelung der Gabe auf 0·1% und noch mehr bei Zusatz von $CaCO_3$. Worauf dieses verschiedene Verhalten be-

TABELLE VII.

(200 cm³ Nährlösung I mit 1% Glukose und 0·05—0·1% Natriumhumat).

(Versuchsdauer 6 Tage).

(Kolben *a)* mit der schwarzen, *b)* mit der weißen Abart des *A. chroococcum* geimpft).

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg			
		insgesamt		pro 1 g Glukose	
		a	*b*	*a*	*b*
	Mit 0·05 Natriumhumat.				
56.	Kein weiterer Zusatz	0·69	1·40	0 23	0 47
57.	12·5 mg $CaCO_3$	18·11	22·24	6·04	7·41
58.	{ 3·0 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol 5·0 „ Natriumsilikat	14·24	17·47	4·81	5·82
	Mit 0·1% Natriumhumat.				
59.	Kein weiterer Zusatz	16·36	20 00	5·45	6·67
60.	25 mg $CaCO_3$	16·57	26·53	5·52	8·84
61.	25 „ $MgCO_3$	23·87	32·71	7·98	10·90
62.	{ 25 „ $CaCO_3$ 6 „ $FeOH_3$-Sakcharosol	19·34	22·88	6·45	7·63
63.	{ 25 „ $CaCO_3$ 5 „ Natriumsilikat	14·88	26·44	4·96	8·81
64.	50 „ $CaCO_3$ Versuchsdauer 10 Tage	32·42	17·73[1]	10 81	5·91[1]

ruht, muß ich unentschieden lassen und bemerke nur, daß gleiche Erscheinungen auch bei anderen Versuchen mit diesem Humat beobachtet wurden.

3) Das Ferrihydroxydsakcharosol aus dem Hydrosol bewirkte auch in diesem Versuch eine Depression der Stickstoffbindung.

4) Magnesiumkarbonatzusatz zu Natriumhumat erhöhte die Wirksamkeit des letzteren bedeutend und bewirkte die höchsten Stickstoffgewinne in der ganzen Versuchsreihe.

[1]) Geimpft mit Material aus derselben Kultur, wie im Versuch VI.

B) Versuche über die physiologischen Wirkungen organischer Verbindungen auf die Stickstoffbindung.

Nachdem bewiesen worden war, daß gewisse mineralische Verbindungen bei der Stickstoffbindung des *Azotobacter* mitwirken, ja sogar für eine ersprießlichere Entfaltung dieser Tätigkeit unentbehrlich sind, war die nächste Aufgabe zu untersuchen, welche Rolle den organischen Verbindungen, aus welchen die Humussubstanzen des Bodens der Hauptsache nach bestehen, bei der Stickstoffbindung zukommt. Diese Versuchsserie wurde durch Versuche eingeleitet, zu welchen als organische Kraftquelle der Stickstoffbindung Ferrocyankalium Verwendung fand; dann kamen an die Reihe kolloide, stickstofffreie Verbindungen, wie Dextrin und Humussäure aus Zucker, bezw. Zuckerhumat, zuletzt stickstoffhaltige, organische Kolloide, insbesondere Agar-Agar und Pepton. Versuche mit anderen stickstoffhaltigen, organischen Substanzen von einfacherem Bau und bekannter chemischer Zusammensetzung, namentlich mit Aminosäuren und Polypeptiden, sind über das Stadium der Vorversuche nicht hinausgegangen und mußten auf spätere Zeit verschoben werden.

Versuch VIII.

Bekanntlich hat Kaserer in einem seiner Versuche mit Glukosenährlösung ansehnliche Stickstoffgewinne durch Zusatz von minimalen Mengen Ferrocyankalium erzielen können. Es sollte nun die Wirkung dieser einfachen organischen Verbindung auf die Stickstoffbindungsfähigkeit des *Azotobacter* in reiner Glukosenährlösung mit mineralischen Salzen geprüft werden.

Zur Anwendung kam Nährlösung II mit 1% Glukose im Ausmaß von 100 cm³ pro Kolben. Sämtliche Kolben erhielten 12·5 mg $MgCO_3$ und außerdem mit Ausnahme von Reihe 65 (s. Tabelle VIII) 1 mg $FeK_4(CN)_6$; von sonstigen Zusätzen wurden nur das Sakcharosol von $Fe(OH)_3$, das dialysierte Hydrosol von $Si(OH)_4$ und in der Reihe 70 auch $MnSO_4$ verwendet, um die von Kaserer behauptete günstige Nährwirkung von Manganverbindungen zu überprüfen.

Der Versuch dauerte 10 Tage bei einer Temperatur von 27—28° C.

Glukose war nach Abschluß des Versuchs noch überall vorhanden, in der Reihe 67 jedoch nur in geringen Mengen.

Die Menge der Zusatzstoffe und die erhaltenen Stickstoffgewinne sind in Tabelle VIII angegeben.

TABELLE VIII.

(100 cm³ Nährlösung II mit 1% Glukose).

(Versuchsdauer 12 Tage).

Geimpft mit *A. chroococcum,* weißer Abart.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg: im Durchschnitt u. pro 1 g Glukose	Stickstoffgewinn in mg: Differ. + —
65.	Kein Zusatz	0·84	0·14
66.	1 mg $FeK_4(CN)_6$	1·05	0·20
67.	Wie R. 66 + 6 mg $Fe(OH)_3$-Sakcharosol	1·02	0·00
68.	Wie R. 67 + 5 mg dialys. Hydrosol von $Si(OH)_4$	1·02	0·00
69.	Wie Reihe 68	0·97	0·03
70.	Wie Reihe 68 + 10 mg $MnSO_4$	1·09	0·00

Das allgemeine Resultat des Versuchs läßt sich dahin formulieren, daß Ferrocyankalium für sich allein und in Verbindung mit den übrigen Zusatzstoffen in der verwendeten Glukosenährlösung und in den angewandten Mengen keine ins Gewicht fallende Erhöhung der Stickstoffbindung bewirkte.

Versuch IX.

Auch dieser Versuch war der Wirkung des Ferrocyankaliums auf die Stickstoffbindung gewidmet. Sämtliche Kolben dieser Versuchsserie erhielten 100 cm³ Nährlösung II mit 1% Glukose und 6 mg $FeK_4(CN)_6$, außerdem die Reihen 72—76 pro Kolben 2 Tropfen Manganhydroxydsakcharat, und 73—76 je 21 mg einer Mischung von kohlensauren Salzen, bestehend aus $MgCO_3$ $CaCO_3$, Na_2CO_3 und K_2CO_3, welche in 1 Gram annähernd gleiche Teile dieser Karbonate enthielt. Bei Verwendung dieser Mischung ließ ich mich von dem Gedanken leiten, daß in einem fruchtbaren Kulturboden nicht nur Karbonate der alkalischen Erden, sondern auch Alkalikarbonate wenigstens zeitweise vorhanden sind, und daß die Wirkungen der ersteren teilweise durch letztere ersetzt werden

können. Die Art und Menge der übrigen Zusätze sind in Tabelle IX angegeben.

Die Kulturkolben wurden mit der weißen Abart des Krakauer *A. chroococcum* aus einer kräftigen Kultur auf Agarhumatnährboden infiziert und 10 Tage lang bei einer Temperatur von 27—28° C. im Thermostaten gehalten.

Die Entwicklung in den Kulturkolben nahm von Anfang an einen sehr unregelmäßigen Verlauf. Schon nach 24 Stunden trat in sämtlichen Kolben eine starke Trübung ein und die mikroskopische Prüfung einzelner Kolben ergab, daß dieselbe tatsächlich durch eine reichliche Azotobaktervegetation bedingt war; doch waren die meisten Stäbchen, entgegen der lebhaften Schwärmfähigkeit dieser Abart in den ersten Lebensstadien, zumeist unbeweglich oder machten nur ganz schwache Schwärmversuche. Am nächsten Tage klärten sich in den meisten Kulturkolben die Flüssigkeiten auf, und es setzte sich in diesen Kolben ein käseartiger, weißer, flockiger Niederschlag am Boden nieder, der sich an manchen Stellen, wohl durch Zersetzung des Ferrocyankaliums, blau verfärbte. Nur in den Reihen 71, 74 und 76 blieb die Vegetation auch weiterhin erhalten und sammelte sich alsbald zu Oberflächenhäutchen.

Glukose wurde in keiner Reihe gänzlich verbraucht, aber konnte für die Reihen 74 und 76 nur in geringen Mengen nachgewiesen werden.

TABELLE IX.

(100 cm³ Nährlösung II mit 1% Glukose und 0·006% $FeK_4(CN)_6$).

(Versuchsdauer 10 Tage).

Geimpft wie im Versuch VIII.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg: im Durchschnitt u. pro 1 g Glukose	Stickstoffgewinn in mg: Diff. + —
71.	Kein weiterer Zusatz	1·09	0·00
72.	Wie R. 71 + 2 Tropfen Manganum oxyd. saccharatum	0·25	0·06
73.	Wie R. 72 + 21 mg einer Mischung von Karbonaten	0·49	0·02
74.	Wie R. 73 + 50 mg Natriumsilikat . .	1·16	0·42
75.	Wie R. 74 + 12 mg $Fe(OH)_3$-Sakcharosol	0·67	0·15
76.	Wie R. 75 + 2 mg Hydrosol von $Al(OH)_3$	1·56	0·66

Da Ferrocyankalium in den angewandten Mengen schädigend wirkte, so lassen sich allgemeine Schlüsse aus den erhaltenen Stickstoffgewinnen für die Wirkungen der anderen Zusätze nicht gut ableiten. Bemerkenswert ist nur das Resultat der Reihe 76, welche die kräftigste Entwicklung und den höchsten Stickstoffgewinn ergab. Danach gewinnt es den Anschein, namentlich, wenn man auch das Resultat der Reihe 75 in Betracht zieht, daß Aluminiumhydroxyd die schädlichen Wirkungen einer Kombination von $FeK_4(CN)_6$ mit $Fe(OH)_3$ neutralisiert, bezw. aufgehoben hat.

Weitere Versuche mit Ferrocyankalium sind in Kombination mit organischen Kolloiden ausgeführt worden, deren Wirkungen durch die nächsten Versuche geprüft werden sollten.

Versuch X.

Als erstes organisches Kolloid wurde Dextrin der Prüfung unterzogen. Bestimmend für die Wahl dieses Kolloids war eine Beobachtung von Omielański (I, 19), wonach Zusatz von Dextrin zum Agarnährboden die Entwicklung und Kolonieenbildung des *Azotobacter* sehr befördere. Ein Vorversuch, den ich mit Nährlösung I mit 1·5% Glukose unter Zusatz von 0·25% Dextrin mit und ohne $CaCO_3$- und $MgCO_3$-Zusatz angestellt habe, ergab zwar, daß beim bloßen Zusatz von Dextrin keine merkliche Entwicklung und keine Stickstoffbindung stattfindet und in Kombination mit $CaCO_3$ und $MgCO_3$ nur soviel Stickstoff gebunden wird, als diese Karbonate für sich allein zu binden vermöchten, doch konnte dieses negative Resultat darauf zurückgeführt werden, daß das zugesetzte Quantum von Dextrin zu groß, oder auch, daß die verwendete Nährlösung I mit 1·5% Glukose zu konzentriert war.

Es wurde deshalb zu diesem Versuche Nährlösung II mit 1% Glukose im Ausmaß von 100 cm^3 pro Kolben mit Zusatz von 0·025% Dextrin genommen. Da laut Versuch VIII Ferrocyankalium in minimalen Mengen die Stickstoffbindungstätigkeit des *Azotobacter* anzuregen schien, so erhielt die Nährlösung noch 0·001% dieser Verbindung.

Die Versuchskolben wurden nach erfolgter Sterilisation mit der weißen Abart des *Az. chroococcum*, welche derselben Agarkultur wie im vorigen Versuch entnommen wurde, infiziert und 10 Tage lang im Thermostaten bei einer Temperatur von 27—28° C. be-

lassen. Bezüglich der Art und Menge der übrigen Zusätze verweise ich auf die nachfolgende Tabelle X.

Die Entwicklung der Kulturen war überall eine schwache und nach Abschluß des Versuchs wurde Glukose in sämtlichen Reihen in reichlichen Mengen vorgefunden.

TABELLE X.

(100 cm^3 Nährlösung II mit 1% Glukose, 0·025% Dextrin und 0·001% $FeK_4(CN)_6$).

(Versuchsdauer 10 Tage).

Geimpft wie in Versuch VIII und IX.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm^3 Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg	
		im Durchschnitt u. pro 1 g Glukose	Diff. + —
77.	Kein weiterer Zusatz	0·84	0·14
78.	6 mg $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol	1·02	0·21
79.	Wie in Reihe 78 + 6·7 mg $Si(OH)_4$ als Hydrosol	1·05	0·26
80.	Wie in Reihe 79	0·88	0·14
81.	Wie in Reihe 79 + 10 mg $MnSO_4$ . . .	1·14	0·09

Das Resultat dieser Versuchsserie läßt sich dahin zusammenfassen, daß Dextrin für die Stickstoffbindung des *Azotobacter* irrelevant ist und weder für sich allein, noch in Verbindung mit $Fe(OH)_3$ und den anderen gebrauchten Zusätzen eine Steigerung dieser Funktion bewirkt. Dies mag wohl damit zusammenhängen, daß Dextrin kein echtes Kolloid ist, vielmehr sich in seiner chemischen Struktur und seinen physikalisch-chemischen Eigenschaften den Kristalloiden nähert.

Versuch XI.

Zu diesem Versuche wurde Agar-Agar als organisches Kolloid verwendet. Es besteht der Hauptsache nach aus gummi- und pektinartigen Substanzen, enthält aber auch geringe Mengen stickstoffhaltiger organischer Substanz, über deren chemische Natur und Zusammensetzung ich in der mir zugänglichen Literatur nichts Bestimmtes finden konnte. Da Agar-Agar mit Leitungswasser und Dikaliumphosphat erfahrungsgemäß ein recht guter Nährboden für

Azotobacter ist, so lag die Vermutung nahe, daß es sich auch in kolloider Lösung für diesen Zweck bewähren wird.

Die kolloide Agarnährlösung wurde in der Weise bereitet, daß ein abgewogenes Quantum Agar-Agar nach Abspülung der oberflächlich anhaftenden Verunreinigungen im destillierten Wasser 36 Stunden lang gequollen, nachher samt Quellungswasser abgewogen und mit soviel destilliertem Wasser versetzt wurde, daß auf 800 cm³ aq. dest. 1·30 g Agar-Agar entfiel. Nachher wurde Agar-Agar durch Erhitzen im Dampfstrom aufgelöst, filtriert und zum klaren Filtrat die mit restlichem Wasser separat zubereiteten Lösungen von Glukose und Mineralsalzen zugesetzt. Die fertige Nährlösung enthielt: 1·5% Glukose, die erforderlichen Mengen von Mineralsalzen laut Rezept der Nährlösung I und zirka 0·125% Agar in Auflösung[1]). Die Kolben wurden zu je 200 cm³ dieser Agarnährlösung aufgefüllt und vor der dritten Sterilisation mit den Zusatzstoffen teils in Lösungen zu je 10 cm³ pro Kolben, teils in fester Form beschickt. Das zugesetzte $Fe(OH)_3$-Sakcharosol war aus dem Hydrosol bereitet. Die Infizierung erfolgte aus einer parallelen Kultur der weißen Abart des Krakauer Stammes, auf demselben Agarnährboden gewachsen, wie das Impfmaterial des Versuches VI.

Die Versuchsdauer erstreckte sich auf 14 Tage bei einer Temperatur von 25·5—26·5° C.

Nach Abschluß des Versuchs war Glukose in sämtlichen Reihen noch in großen Mengen nachweisbar, mit Ausnahme der Reihe 88, wo sie in einem Kolben ganz verbraucht, im anderen nur noch in Spuren vorhanden war. In beiden Kolben dieser Reihe bildete sich nach 6 Tagen an der Oberfläche eine dicke, weiße Kahmhaut, welche auf die Gefäßwände übergriff und sich hier zu einem ringförmigen Wulst gestaltete. In den übrigen Reihen war von einer Kahmhaut entweder nichts zu sehen, oder es sammelten sich nur vereinzelte Schlieren an der Oberfläche, wie in Reihen 86 und 87.

(Sieh Tab. XI Seite 897).

Die Resultate dieser Versuchsreihe sind in mancher Hinsicht beachtenswert.

Zuerst beweist das Ergebnis der Reihe 82, daß das Agarkolloid

[1]) Nach Abzug des unaufgelöst gebliebenen Teiles von Agar-Agar und des Verlusts beim Filtrieren.

TABELLE XI.

(200 cm^3 Nährlösung I mit 1·5% Glukose und 0·125% Agar-Agar).

(Versuchsdauer 14 Tage).

Geimpft mit *A. chroococcum*, weißer Abart.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm^3 Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg		
		insgesamt	Differ. + —	pro 1 g Glukose
82.	Kein weiterer Zusatz	0·10	0·07	0·03
83.	4·1 mg $Al(OH)_3$-Hydrosol	0·28	0·00	0·09
84.	6·7 „ $Si(OH)_4$ „	0·10	0·21	0·03
85.	4·0 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol	0·21	0·14	0·07
86.	25·0 „ $MgCO_3$	2·21	0·78	0·74
87.	25·0 „ $CaCO_3$	1·33	0·14	0·44
88.	25·0 „ Natriumsilikat	4·99	0·99	1·66

für sich allein wirkungslos ist, ja sogar in der angewendeten Konzentration hemmend wirkt.

Zweitens werden durch die folgenden Reihen 83—88 die Ergebnisse aller vorangehenden Versuche insoweit bestätigt, daß die Hydrosole von $Al(OH)_3$, $Si(OH)_4$ und sogar das aus dem Hydrosol bereitete $Fe(OH)_3$-Sakcharosol auch in Verbindung mit Agar-Agar die Stickstoffbindung ungünstig beeinflussen, dagegen die Karbonate der alkalischen Erden und Natriumsilikat begünstigen.

Drittens beweist der im Verhältnis zu den übrigen Reihen hohe Stickstoffgewinn der Reihe 88, daß die fördernde Wirkung des Natriumsilikats auf die Stickstoffbindung in Gegenwart des Agarkolloids um das Vielfache gesteigert wird, woraus geschlossen werden kann, daß erst durch Zusammenwirken dieser beiden Kolloide dem *Azotobacter* eine Kraftquelle geboten wird, mit deren Hilfe er den atmosphärischen Stickstoff energischer und ausgiebiger zu binden vermag.

Beachtet man jedoch, daß einerseits die Menge des durch diese Kraftquelle in 14 Tagen gebundenen Stickstoffs im Durchschnitt der beiden Kolben kaum 5 mg betrug, also im großen und ganzen nur gering war, anderseits aber daß die disponible Glukosemenge in den beiden Kolben ganz oder bis auf Spuren verbraucht war, und eine üppige Vegetation mit dicker Kahmhaut sich entwickelte,

so muß aus diesen beiden Umständen folgerichtig geschlossen werden:

1) daß die durch Zusammenwirken der beiden Kolloide gebotene Kraftquelle der Stickstoffbindung zwar ausreichte, um *Azotobacter* zu einer reichlichen Vermehrung zu veranlassen, aber nicht groß genug war, um die potentiale Energie der Glukose für den Stickstoffbindungsprozeß voll auszunützen;

2) daß eine kräftige Azotobakterentwicklung und eine reichliche Kahmhautbildung keineswegs mit einer energischen Stickstoffbindung Hand in Hand gehen müssen, mit anderen Worten, daß diese beiden Lebensprozesse nicht in unmittelbarem kausalem Zusammenhang stehen und einander proportional sind.

In der Tat lehrte die mikroskopische Prüfung der beiden Kolben dieser Reihe, daß in den Kulturen von Anfang an sich verhältnismäßig wenige vegetative Stäbchen, vorwiegend aber fruktifikative Kokkusformen mit reichlichen Glykogeneinschlüssen entwickelten; die disponible Glukose war demnach nicht zur Stickstoffbindung, sondern zur Aufspeicherung von Glykogen verbraucht worden.

Mit Rücksicht auf diese Beobachtungen und das allgemeine Ergebnis dieser Versuchsserie erschien es geboten, den Versuch mit kolloider Agarnährlösung zu wiederholen.

Versuch XII.

Da im vorhergehenden Versuch die reine Agarnährlösung eine minimale Entwicklung und fast gar keine Stickstoffbindung ergab, so lag die Vermutung nahe, daß an diesem Ergebnis die zu hohe Konzentration der verwendeten Agarlösung schuld war. Diese Vermutung festigte sich fast zur Gewißheit, als es sich bei der mikrospischen Prüfung der abgestellten Kulturen zeigte, daß die kolloide Agarlösung zu einem festen Gel erstarrt war, also gewissermaßen eine tote Masse darstellte, in welcher die noch mikroskopisch sichtbaren kleinsten Agarteilchen keine Molekularbewegungen zeigten, vielmehr fix und unbeweglich an ihrem Orte lagen.

Aus diesem Grunde wurde für diesen Versuch in ähnlicher Weise, wie oben beschrieben, eine Agarnährlösung bereitet, welche nur 0·05% Agar enthielt; im übrigen hatte die Nährlösung die gleiche Zusammensetzung wie im vorigen Versuch, d. h. 1·5% Glukose und die Mineralsalze der Nährlösung I. Die Versuchskolben

wurden wieder mit je 200 cm^3 der Lösung beschickt und im übrigen genau so behandelt wie im Versuch XI. Als Zusatzstoffe kamen in dieser Versuchsserie zur Verwendung: Natrium- und Kaliumsilikat, Natrium- und Kalziumkarbonat und Ferrihydroxydsakcharosol, letzteres aus $FeCl_3$ und NaOH frisch bereitet. Natriumsilikat wurde teils in derselben Menge von 25 mg wie im vorigen Versuch, teils in doppelter Dosis zugesetzt; Natriumkarbonat in äquivalenten Mengen des Na_2O im Natriumsilikat [1]), dagegen Kalisilikat etwa um $^1/_3$ weniger; außerdem kam in Reihe 95 als weiterer Zusatz zu der Kombination der beiden Kolloide von Natriumsilikat und Agar-Agar das kolloide Ferrioxydsakcharosol in Verbindung mit $CaCo_3$ und in Reihe 96 die gleiche Kombination unter Vertretung des Natriumsilikats durch Natriumkarbonat.

Die Infizierung erfolgte mit einer kräftigen Kultur des *Az. vinelandii* (Ohio) auf Agarhumatnährboden; die Stammkultur dieser Lipman'schen Spezies erhielt ich samt anderen amerikanischen und europäischen Azotobakterstämmen von Prof. Löhnis in Leipzig, dem ich auch an dieser Stelle für die freundliche Zusendung meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

Die Versuchsdauer belief sich, wie im vorigen Versuch, auf 14 Tage bei gleicher Temperatur im Thermostaten. Die erzielten Stickstoffgewinne sind in nachstehender Tabelle XII angegeben.

Bezüglich der Azotobakterentwicklung in den einzelnen Reihen ist folgendes zu berichten. Mit Ausnahme der Reihe 89, in welcher die Nährlösung erst am dritten Tage schwach opaleszent wurde, trat in sämtlichen anderen Kolben schon am zweiten Tage Trübung und am dritten Tage dicht unter der Oberfläche auch eine grünlich schimmernde Fluoreszenz der Nährlösung auf; am vierten Tage fluoreszierten schon alle Kolben, welche Alkali-Silikat oder Karbonat erhalten hatten, lebhaft grün, ausgenommen die Kolben der Reihen 95 und 96 mit $Fe(OH)_3$-Zusatz, welche violett, später hell kastanienbraun wurden; in den Reihen 91 und 93 mit doppelter Alkalimenge schlug die grüne Farbe später in grüngelb über, sonst hielt sie unverändert an bis zum Abschluß des Versuchs; die Kolben der Reihe 89 (ohne Alkalizusatz) waren auch dann nur schwach

[1]) Zur Berechnung der äquivalenten Mengen von Natriumsilikat und Natriumkarbonat wurde für ersteres die Formel $Na_2Si_2O_5$, für das Kaliumsilikat $K_2Si_2O_5$ als Grundlage genomen.

opaleszent. In sämtlichen Kolben mit Ausnahme der letztgenannten Reihe haben sich mehr oder weniger starke Kahmhäute mit Ringwülsten gebildet, am stärksten in den Reihen 90, 91. 95 und 96. Ein Unterschied in der Stärke der Kahmhäute zwischen den Reihen 90 und 91 einerseits und den Reihen 95 und 96 anderseits ließ sich makroskopisch nicht konstatieren. Mikroskopisch wurden nach Abschluß des Versuchs in den Kolben der erstgenannten Reihen nur fruktifikative Kokkusformen, zum Teil noch schwärmend, in den Kolben der beiden letzten Reihen schwärmende Kokkusformen und daneben in Minderzahl auch vegetative Stäbchen vorgefunden.

Glukose war in den Reihen 95 und 96 gänzlich, in 90 und 91, z. T. auch 94 bis auf Spuren verbraucht worden, in den übrigen Reihen noch reichlich vorhanden.

TABELLE XII.

(200 cm³ Nährlösung I mit 1·5% Glukose und 0·05% Agar-Agar).

(Versuchsdauer 14 Tage).

Geimpft mit *A. vinelandii* Lipm.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg		
		insgesamt	Differ. + —	pro 1 g Glukose
89.	Kein weiterer Zusatz	1·37	0·91	0·46
90.	25·0 mg Natriumsilikat	6·95	1·10	2·32
91.	50·0 „ „	6·94	0·91	2·31
92.	14·5 „ Natriumkarbonat	3·02	0·08	1·01
93.	29·0 „ „	4·74	1·48	1·58
94.	21·0 „ Kaliumsilikat	5·74	0·26	1·91
95.	25·0 „ Natriumsilikat 12·5 „ $CaCO_3$ 3·0 „ $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol . .	20·68	8·77	6·89
96.	14·5 „ Na_2CO_3 12·5 „ $CaCO_3$ 3·0 „ $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol . .	21·20	7·58	7·07

Überblickt man die erzielten Stickstoffgewinne, so findet man, daß dieselben überall größer sind als im Versuch XI, was auf die

günstige Konzentration der Nährlösung und wohl auch auf die größere Lebensenergie des *Az. vinelandii* gegenüber dem Krakauer Stamme zurückzuführen ist.

Im übrigen bestätigt der Versuch die Resultate der früheren Versuche, daß Natriumkarbonat ebenso wie die übrigen Karbonate der Alkalien und alkalischen Erden, selbst in Verbindung mit dem Agarkolloid, nur eine schwache Stickstoffbindung veranlassen, insbesondere auch, daß äquivalente Mengen von Natriumkarbonat das kolloide Natriumsilikat in seinen Wirkungen nicht ersetzen können.

Kalisilikat wirkte, entsprechend der geringeren Gabe, schwächer als das Natriumsilikat.

Eine Steigerung der Gabe von Natriumsilikat auf das Doppelte blieb sowohl in bezug auf die Entwicklung als auch auf die Stickstoffbindung wirkungslos.

Zusatz von geringen Mengen des kolloiden $Fe(OH)_3$-Sakcharosols zu der kolloiden Kombination von Natriumsilikat und Agar-Agar hat zwar keine stärkere Entwicklung der Azotobaktervegetation, wohl aber eine Steigerung der Stickstoffbindung um mehr als das Dreifache hervorgebracht. Ob dabei das gleichfalls zugesetzte Kalziumkarbonat mitgewirkt hat, muß vorläufig dahingestellt bleiben.

Interessant ist auch das Resultat der Reihe 96, in welcher Natriumsilikat durch Natriumkarbonat ersetzt wurde und welche in den beiden Kolben und im Durchschnitt annähernd die gleichen Stickstoffgewinne wie Reihe 95 ergab. Nach diesem Resultat zu schließen, würde bei Anwesenheit anderer geeigneter Kolloide (in diesem Falle von $Fe(OH)_3$ und Agar-Agar) das kolloide Natriumsilikat entbehrlich sein und nur durch seinen Gehalt an Na_2O oder am Natriumion wirken.

Auffallend sind schließlich die großen Differenzen in der Stickstoffbindung zwischen den Parallelkolben der beiden Reihen 95 und 96. Ich kann mir diese Differenzen nur dadurch erklären, daß die einen Kolben während der Versuchsdauer zur Kontrolle der Vegetation öfters in die Hand genommen wurden, die anderen unberührt blieben; diese letzteren ergaben eben die höheren Stickstoffgewinne. Die gleiche Erfahrung machte ich übrigens auch in anderen Versuchsserieen, insbesondere dort, wo eine ausgiebige Stickstoffbindung stattfand. Vielleicht hängt diese Erscheinung von denselben Ursachen ab, welche beim Schütteln kräftiger Kulturen

eine Depression der Stickstoffbindung bewirken; doch müßten zur Entscheidung diese Frage besondere Versuche angestellt werden.

Versuch XIII.

Auch dieser Versuch wurde mit Agarnährlösung, welche in 100 cm³ 50 mg Agar-Agar enthielt, angestellt. Die Grundnährlösung war mit 1·5% Glukose und mit den Mineralsalzen der Nährlösung I hergestellt, die Versuchskolben aber mit nur je 100 cm³ der Lösung beschickt. Art und Menge der verwendeten Zusatzstoffe sind in Tabelle XIII angegeben; hier mag nur erläuternd bemerkt werden, daß die zu den Reihen 99—101 zugesetzte Mischung von Karbonaten die gleiche Zusammensetzung hatte wie im Versuch IX. Das Manganhydroxydsakcharat wurde zugesetzt, um zu erfahren, ob es in Gegenwart von kolloidem Agar-Agar ebenso hemmend wirkt wie in rein mineralischer Glukosenährlösung und bei Gegenwart ausschließlich mineralischer Kolloide.

Die Versuchskolben wurden wieder mit *Az. vinelandii* aus derselben Humat-Agarkultur wie im Versuch XII infiziert und 10 Tage im Thermostaten bei einer Temperatur von 27—28° C. belassen.

Nach Abschluß des Versuchs war Glukose in den Reihen 98, 100 und 101 gänzlich verbraucht, in den übrigen Reihen noch deutlich nachweisbar; in den genannten drei Reihen bildeten sich auch dicke Kahmhautdecken mit wulstigen Ringen an den Gefäßwänden. Die mikroskopische Untersuchung der Kulturen ergab vorwiegend Kokkusformen, zum Teil auch kurzgliederige, kokkusartige Doppelstäbchen beide zumeist noch in lebhafter Schwärmbewegung. Da Glukose in diesen Reihen ganz verbraucht war, so ist es möglich, daß in diesem Stadium Agar-Agar als Kohlenstoffquelle der Ernährung herangezogen wurde, was mit den von Hans Pringsheim (37) gemachten Erfahrungen übereinstimmen würde.

(Sieh Tab. XIII Seite 903).

Die Versuchsserie bestätigt die Ergebnisse der vorhergehenden Versuche, daß die Wirkung der Alkalikarbonate und des Natriumsilikats in Gegenwart von organischem Agarkolloid gehoben wird und daß erstere schwächer wirken als letzteres; eine Tatsache, wel-

TABELLE XIII.
(100 cm³ derselben Agarnährlösung wie im Versuch XII).
(Versuchsdauer 10 Tage).
Geimpft mit *A. vinelandii* Lipm.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg		
		insgesamt	Differ. + −	pro 1 g Glukose
97.	Kein weiterer Zusatz	1·10	0·14	0·73
98.	25 mg Natriumsilikat	2·88	0·00	1·92
99.	21 „ Karbonatmischung	2·44	0·24	1·63
100.	21 „ „ 0·5 „ $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol 2 Tropfen $Mn(OH)_3$ „ . .	8·52	0·56	5·68
101.	21 mg Karbonatmischung 12 „ $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol 2 Tropfen $Mn(OH)_3$ „ . .	14·50	0·50	9·67

che am einfachsten durch den kolloiden Zustand des letzteren erklärt werden kann.

Der Versuch beweist weiter, daß das kolloide Agar-Agar in Gegenwart von Alkalikarbonaten auch ohne Natriumsilikat die Stickstoffbindung des *Azotobacter* außerordentlich begünstigt, wenn gleichzeitig Ferrihydroxyd zugegen ist, und daß diese Begünstigung mit der Menge des letzteren steigt.

Daß an den Stickstoffgewinnen der Reihen 100 und 101 auch Manganhydroxyd beteiligt war, halte ich nach den mit diesem Präparat gemachten Erfahrungen für unwahrscheinlich: eher wirkte es hemmend. Leider wurde es unterlassen, in diese Versuchsserie auch Parallelreihen ohne Zusatz dieses Präparats einzustellen.

Das allgemeine Ergebnis der letztbesprochenen drei Versuchsserien läßt sich dahin zusammenfassen, daß organische Kolloide von der Art und Zusammensetzung, wie sie im Agar-Agar enthalten sind, in Gegenwart von mineralischen Kolloiden des Natriumsilikats (oder des Kaliumsilikats) und des Ferrihydroxyds in ähnlicher Weise auf die Stickstoffbindung des *Azotobacter* günstig wirken wie die organischen Humussubstanzen des Bodens mit ihrem gewöhnlich reichen Gehalt an löslichen Silikaten und

Eisenhydroxyd. Die Rolle des Natrium- und Kaliumsilikats kann in solchen organischen Kolloidlösungen teilweise durch Karbonate der Alkalien und alkalischen Erden ersetzt werden; das Kolloid des Ferrihydroxyds scheint dagegen für eine ausgiebige Stickstoffbindung unersetzbar zu sein.

Vergleicht man schließlich die in der Agarnährlösung mit Ferrihydroxyd in Verbindung mit Natriumsilikat, bezw. mit Alkalikarbonaten gebundenen Stickstoffmengen mit denjenigen, welche in früheren Versuchen bei Anwendung von „Natriumhumat aus dem Gärtchen" gewonnen wurden, so wird man sich der Einsicht nicht verschließen können, daß in der zuerst erwähnten Kombination ein kolloides Präparat gefunden wurde, welches in bezug auf seine physiologischen Wirkungen den „natürlichen, weniger wirksamen Humaten" kaum nachsteht.

Versuch XIV.

Nachdem es gelungen war, aus dem Agar-Agar und gewissen mineralischen Verbindungen ein „künstliches Humat" herzustellen, welches von nahezu gleicher Wirkung war wie die natürlichen Humate des Bodens, entstand die weitere Frage, welche Kolloidbestandteile des Agar-Agar die eigentlichen Träger der Energieen sind, mit deren Hilfe *Azotobacter* seine Fähigkeit der Stickstoffbindung zur vollen Geltung bringt. Mit anderen Worten war die Frage zu lösen, ob die stickstofffreien oder die stickstoffhaltigen Kolloide des Agar-Agar, bezw. des natürlichen Humus die Energieen liefern, welche *Azotobacter* zur Betätigung seines Stickstoffbindungsvermögens befähigen.

In Ermangelung anderer organischer Kolloide, aus welchen die Humussubstanzen des Bodens zusammengesetzt sein mögen, griff ich wieder auf Dextrin zurück, als dasjenige stickstofffreie Kolloid, welches wenigstens zeitweise und vorübergehend aus der in Zersetzung begriffenen stickstofffreien organischen Substanz des Bodens entsteht. Aus gleichem Grunde wurde als stickstoffhaltiges organisches Kolloid Pepton als das erste Abbauprodukt der Proteine gewählt. Mit Rücksicht auf das negative Ergebnis des Versuchs X mit Dextrin und mit Rücksicht darauf, daß wir in den Humusstoffen des Bodens ein mehr fortgeschrittenes Zersetzungsprodukt der stickstofffreien und stickstoffhaltigen organischen Substanz zu erblicken gewohnt sind, als es Dextrin und Albumosen sind, hatte ich keine

große Hoffnung, mit diesen Abbauprodukten der lebendigen organischen Substanz ein positives Resultat zu erzielen.

Zum Versuch kam diesmal Nährlösung II mit nur 1% Glukose in Anwendung. Die Nährlösung erhielt außerdem 0·025% Dextrin als stickstofffreies, 0·01% Pepton Witte als stickstoffhaltiges Kolloid. Die Versuchskolben wurden mit je 100 cm³ dieser Nährlösung beschickt, sterilisiert und mit *Az. vinelandii* aus derselben Humatagarkultur, wie in den beiden letztbesprochenen Versuchen infiziert. Die Art und Menge der übrigen Zusätze sind in Tabelle XIV angegeben; die Temperatur im Thermostaten betrug 27—28° C.

Gegen alle Erwartungen trat schon am nächsten Tage in sämtlichen Versuchskolben deutliche Trübung auf, welcher alsbald Fluoreszenz mit Farbenwechsel der Flüssigkeiten folgte. Am vierten Tage waren schon in sämtlichen Kolben mehr oder weniger starke Kahmhäute ausgebildet, die schon am nächsten Tage sich loslösten und zu Boden sanken. Nach 6 Tagen wurden aus einzelnen Kolben Proben zur Prüfung auf Glukose entnommen und, da gefunden wurde, daß Glukose entweder gänzlich verbraucht oder nur spurenweise vorhanden war, so wurde der Versuch abgebrochen und man schritt zur Analyse.

Glukose war total aufgezehrt in den Kolben der Reihen 103 und 104, in den übrigen Reihen nur in Spuren vorhanden.

TABELLE XIV.

(100 cm³ Nährlösung II mit 1% Glukose, 0·025% Dextrin und 0·01% Pepton).
(Versuchsdauer 6 Tage).
Geimpft mit *A. vinelandii* Lipm.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg	
		im Durchschnitt u. pro 1 g Glukose	Differ. + —
102.	Kein weiterer Zusatz	7·42	0·61
103.	3 mg $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol	9·04	0·39
104.	6 „ „ „ „	9·12	0·00
105.	{ 3 „ „ „ „ { 10 „ $MnSO_4$	7·36	0·71
106.	{ 6 „ $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol { 10 „ $MnSO_4$	8·77	0·14

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, waren die erzielten Stickstoffgewinne mit Rücksicht auf die kurze Versuchsdauer durchwegs hoch; wahrscheinlich würden dieselben bei längerer Dauer des Versuches noch höher ausgefallen sein, namentlich, wenn man in Erwägung zieht, daß nach Verbrauch der Glukose noch Dextrin als Kohlenstoffquelle zur Verfügung stand.

Die Resultate dieser Versuchsserie lassen sich in folgenden Sätzen kurz zusammenfassen:

1) Die kolloiden Abbauprodukte der organischen Substanz, aus welchen Dextrin und Pepton bestehen, können in entsprechender Kombination für sich allein, wenn für hinreichende Alkalität gesorgt wird, dem *Azotobacter* die Energieen bieten, deren er zur Entfaltung seiner Stickstoffbindungsfähigkeit bedarf.

2) Zusatz von minimalen Mengen (3 mg) von Ferrihydroxyd steigert wesentlich die günstige Wirkung dieser Abbauprodukte auf die Stickstoffbindungsfähigkeit des *Azotobacter;* ein größerer Zusatz dieses Kolloids (bis zu 6 mg) verstärkt diese Wirkung nicht, schwächt sie aber auch nicht ab.

3) Manganosulfat, in Gaben von 0·01% der sub 2) erwähnten Kombination von organischen Kolloiden mit $Fe(OH)_3$-Kolloid zugesetzt, übt eine deprimierende Wirkung auf die Stickstoffbindung aus, die um so stärker ist, je weniger Ferrihydroxyd die Kombination enthält.

Vergleicht man schließlich die Resultate dieser Versuchsserie mit denjenigen früherer Versuche, so kommt man zu folgenden Schlüssen:

I) Die Träger der Energieen, welche in den Humussubstanzen des Bodens dem *Azotobacter* zur Betätigung seiner Stickstoffbindungsfähigkeit geboten werden, scheinen die kolloiden organischen Bestandteile des Humus zu sein.

II) Die organischen Kolloide des Humus sind wahrscheinlich für sich allein und in reinem Zustande ebenso unwirksam oder schwach wirksam wie die mineralischen Kolloide des Natrium- und Kaliumsilikats und des Ferrihydroxyds, sowie die mineralischen Kristalloide der Karbonate von Alkalien und alkalischen Erden; sie erlangen aber ihre volle Wirksamkeit durch Vergesellschaftung mit den letztgenannten mineralischen Kolloiden und Kristalloiden. Daß bei dieser Vergesellschaftung die hohe Adsorptionskraft der Humusstoffe für Basen, Salze u. dgl. eine Rolle spielt, ist ebenfalls sehr wahrscheinlich.

III) Da Dextrin für sich allein wirkungslos ist und Agar-Agar, entsprechend seinem geringen Gehalt an stickstoffhaltigen Kolloiden, schwächer wirkt als die Kombination von Dextrin mit Pepton, so ist es auch wohl wahrscheinlich, daß in der Entfaltung der chemischen und anderer Energieen, welche dem *Azotobacter* bei seiner Stickstoffbindunstätigkeit zugute kommen, den stickstoffhaltigen organischen Kolloiden der Humussubstanzen die Hauptrolle zufällt.

Selbstverständlich beziehen sich alle diese Wahrscheinlichkeitsschlüsse auf die zur Prüfung herangezogene Spezies oder Varietät des *A. vinelandii* Lipman; doch dürften sich andere Arten, bezw. Varietäten oder Stämme des *Azotobacter* nicht wesentlich anders, wenn auch graduell verschieden, verhalten.

Inwieweit aber diese aus den vorhergehenden Versuchen gezogenen Wahrscheinlichkeitsschlüsse berechtigt waren, mußte erst durch weitere diesbezügliche Versuche entschieden werden.

Versuch XV.

Dieser Versuch hatte ebenso wie der vorhergehende die Aufgabe, die Wirkungen eines künstlich hergestellten Humats zu prüfen, nur ist an Stelle des im vorigen Versuch verwendeten Dextrins Humussäure aus Zucker getreten. Da Humussäure als solche in Wasser unlöslich ist und auch in den verwendeten Nährlösungen I und II in Lösung nicht zu bringen war, da es mir weiter aus gewissen Gründen geraten erschien, auch freie Humussäure aus Zucker in der fertigen Nährlösung zu haben, so wurde letztere in der Weise bereitet, daß zur Nährlösung II mit 1·5% Glukose soviel abgewogene gepulverte Humussäure zugesetzt wurde, daß auf 100 cm³ der ersteren 25 mg (0·025%) der letzteren entfiel. Zu der so bereiteten Nährlösung wurde nun sukzessive und tropfenweise eine konzentrierte Lösung von NaOH zugesetzt, bis der größte Teil der Humussäure in Natriumhumat verwandelt war und in Lösung ging; etwa $^1/_5$ der zugesetzten Humussäure blieb jedoch am Boden des Gefäßes als feiner Staub ungelöst zurück. Die Reaktion der fertigen Nährlösung war neutral.

Mit Ausnahme der Reihe 107 (s. Tabelle XV), welche nur mit reiner obiger Nährlösung beschickt war, erhielten sämtliche übrigen Reihen als Alkalizusatz 15 mg $MgCO_3$, und zwar Reihe 108 nur diesen Zusatz, die restlichen Reihen noch 16·5 mg Pepton mit und ohne andere Zusätze. Sämtliche Zusätze wurden vor der Auf-

füllung der Kolben in die Nährlösung hineingebracht mit Ausnahme von $Fe(OH)_3$-Sakcharosol, welches erst vor der dritten Sterilisation der Reihe 110 einverleibt wurde.

Nach Auffüllung der Kolben mit je 100 cm³ der betreffenden Lösungen und nach dreimaliger Sterilisation im Dampfstrom wurden dieselben mit *Az. vinelandii* aus einer jungen Kultur auf Humatagarnährboden geimpft und in den Thermostaten bei einer Temperatur von 27—28° C. gestellt. Die Versuchsdauer erstreckte sich auf 8 Tage.

Die Entwicklung des *Azotobacter* ging in dieser Versuchsserie nicht so rapid vor sich wie im vorigen Versuch. Erst am dritten Tage zeigten sich die ersten Anzeichen einer Vegetation zuerst in den Kolben der Reihe 110, dann 111, und in diesen beiden Reihen trat auch am nächsten Tage Fluoreszenz und später auch Kahmhautbildung mit Wulstringen ein; in den übrigen Kolben blieb die Vegetation bis zu Ende schwach.

Nach Abschluß des Versuchs war Glukose in den Reihen 110 und 111 bis auf letzte Spuren verbraucht worden, in den übrigen Reihen war sie noch in größeren oder geringeren Mengen nachweisbar.

Der ungelöst gebliebene Teil der Humussäure war nach Abschluß des Versuchs weder makro- noch mikroskopisch — wenigstens in den darauf untersuchten Kolben — nachzuweisen.

Die erzielten Stickstoffgewinne gibt Tabelle XV an.

(Sieh Tab. XV Seite 909).

Aus den erzielten Stickstoffgewinnen lassen sich folgende Schlüsse ableiten:

1) Künstliches stickstofffreies Natriumhumat aus Zucker vermag in rein mineralischer Glukoselösung schon für sich allein eine merkliche Stickstoffbindung zu bewirken.

2) Durch Zusatz von $MgCO_3$ scheint diese Wirkung schwach herabgedrückt, durch einen weiteren Zusatz von Pepton schwach erhöht zu werden. Diese Ergebnisse scheinen dafür zu sprechen, daß in diesen sämtlichen drei Reihen die gebundenen Stickstoffmengen auf Rechnung der Kombination: Alkali + organisches Kolloid zu setzen sind. Es ich auch anzunehmen, daß die Wirkungslosigkeit, bezw. hemmende Wirkung des $MgCO_3$-Zusatzes darauf zurückzuführen ist, daß die verwendete Nährlosung II schon hinreichend Alkali in Form von K_2HPO_4 (0,025%) enthielt.

TABELLE XV.

(100 cm³ Nährlösung II mit 1·5% Glukose und 0·025% Natriumhumat aus Zucker und freie Humussäure aus Zucker).

(Versuchsdauer 8 Tage).

Geimpft mit *Azotob. vinelandii* Lipm.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg insgesamt	Differ. + —	pro 1 g Glukose
107.	Kein weiterer Zusatz	4·48	0·14	3·00
108.	15 mg $MgCO_3$	4·03	0·07	2·70
109.	15 „ „ ; 16·5 „ Pepton	4·82	0·42	3·21
110.	15 „ $MgCO_3$; 16·5 „ Pepton ; 2·5 „ $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol	13·25	0·14	8·83
111.	15 „ $MgCO_3$; 16·5 „ Pepton ; 25 „ Natriumsilikat	5·39	0·14	3·60

Indirekt wird diese Anschauung auch durch das Resultat der Reihe 111 bestätigt.

3) Zusatz von Natriumsilikat bewirkt auch in einer Nährlösung mit „künstlichem Humat" eine üppige Entwicklung und einen raschen Verbrauch der Glukose, jedoch nur eine schwache Stickstoffbindung.

4) In Gegenwart von organischen stickstofffreien und stickstoffhaltigen Kolloiden bewirken schon minimale Mengen von $Fe(OH)_3$ eine gewaltige Steigerung der Stickstoffbindung.

Es ist möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß die geringeren Stickstoffgewinne, welche in dieser Versuchsserie gegenüber der vorhergehenden erzielt wurden, zum Teil auf die Anwesenheit von freier Humussäure, zum anderen Teil auf $MgCO_3$-zusatz und den höheren Gehalt der Nährlösung an Glukose zurückzuführen waren.

Die nächsten Versuche hatten die Aufgabe, die Wirkungen des reinen Peptons ohne Zugabe von stickstofffreien organischen Kolloiden der Prüfung zu unterziehen.

Versuch XVI.

Es wurde eine Nährlösung II mit 1% Glukose und 0·025% Pepton Witte bereitet. Da es möglich war, daß in einer peptonhaltigen Glukosenährlösung Ferrocyankalium in größerer Dosis, ohne schädliche Nebenwirkungen zu äußern, vom *Azotobacter* vertragen und vielleicht dessen Stickstoffbindungstätigkeit anregen wird, so wurde obiger Nährlösung auf je 100 cm³ noch 5 mg = 0·005% $FeK_4(CN)_6$ zugesetzt.

Die Versuchskolben erhielten je 100 cm³ dieser Nährlösung, außerdem die in Tabelle XVI angegebenen Zusätze. Nach dreimaliger Sterilisation im Dampftopf und nach Infizierung, — diesmal mit der „weißen Abart“ des Krakauer *Az. chroococcum* aus einer Kultur auf Agarhumatnährboden, — kamen sie in den Thermostaten und verblieben dort 8 Tage lang bei einer Temperatur von 27—28° C.

Die Entwicklung der Kulturen war sehr unregelmäßig und führte nur in den Reihen 114—116 zur Bildung einer Kahmhaut, die namentlich in den Reihen 114 und 115 dick und mit Ringwülsten versehen war; die beiden ersten Reihen (112 und 113) zeigten dasselbe Bild wie die analogen Reihen 73 und 74 des Versuchs IX. Die Prüfung auf Glukose nach Abschluß des Versuchs ergab, daß dieselbe in Reihe 114 bis auf Spuren, in den beiden letzten Reihen total verbraucht war; in den übrigen Reihen trat schon nach Zusatz von einem Tropfen Nährlösung momentane Entfärbung des Methylenblaureagens ein. Leider wurden in diesem Versuch nur die ersten Kolben jeder Reihe auf Glukoseverbrauch untersucht, die Parallelkolben aber nicht geprüft. Bei der mikroskopischen Untersuchung der Kulturen wurde konstatiert, daß die Kahmhautdecken der Reihen 114—116 vorwiegend aus Sporen und sporulierenden Kokkusformen bestanden, daneben aber auch zahlreiche Langstäbchen und außerdem lange, gekrümmte und zu Knäueln verflochtene Fäden vorhanden waren. Ein Unterschied in der Gestaltung und in der Anzahl der normalen und involutiven Formen war in diesem Stadium zwischen den Reihen 115 und 116 nicht zu konstatieren; ebenso zwischen den beiden Kolben der Reihe 115; dagegen traten fadenförmige Gestalten in den Kolben der Reihe 114 nur vereinzelt auf.

Die erzielten Stickstoffgewinne sind in der nachfolgenden Tabelle XVI verzeichnet.

TABELLE XVI.

(100 cm³ Nährlösung II mit 1% Glukose, 0·025% Pepton und 0·005% $FeK_4(CN)_6$).

(Versuchsdauer 8 Tage).

Geimpft mit *A. chroococcum,* weißer Abart.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg	
		im Durchschnitt u. pro 1 g Glukose	Differ. + —
112.	Kein Zusatz	0·06	0·00
113.	17 mg Karbonatmischung	0·16	0·21
114.	17 ,, ,, 50 ,, Natriumsilikat	1·93	0·40
115.	17 ,, Karbonatmischung 50 ,, Natriumsilikat 12 ,, $Fe(OH)_3$ als Sakcharasol	6·81	**8·84 (!)**
116.	17 ,, Karbonatmischung 50 ,, Natriumsilikat 12 ,, $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol 4·1 ,, $Al(OH)_3$ als Hydrosol	2·92	0·07

Mit Rücksicht auf den zum Teil anormalen Verlauf der Entwicklung in den einzelnen Kulturreihen und den sichtlich störenden Einfluß der größeren Zugabe von Ferrocyankalium, lassen sich sichere Schlüsse aus den Ergebnissen des Versuchs nicht ableiten.

Beachtenswert sind trotzdem die Resultate der drei letzten Reihen. In Reihe 114 bewirkte Zusatz von Natriumsilikat wieder eine starke Entwicklung und einen fast vollständigen Verbrauch der Glukose, aber daneben nur eine schwache Stickstoffbindung.

In Reihe 115 wurde in einem Kolben der bis jetzt höchste Stickstoffgewinn von **11·23** mg pro 1 g Glukose erzielt, während der Parallelkolben nur **2·39** mg N ergab. Welche Ursachen diese gewaltige Differenz in der Stickstoffanreicherung der Azotobaktervegetationen bewirkten, die, wie schon oben bemerkt, makro- und mikroskopisch gleichmäßig entwickelt waren, entzieht sich meiner Beurteilung.

In Reihe 116 endlich trat der störende Einfluß der größeren Gabe von $FeK_4(CN)_6$ am schwächsten hervor, da die beiden Kolben fast die gleichen Stickstoffgewinne lieferten, wobei auch eine

geringe, aber doch deutliche Erhöhung der gebundenen Stickstoffmenge gegenüber den anderen Reihen (nach Eliminierung des Kolbens mit 11·23 mg Stickstoffgewinn) konstatiert werden kann. Auf Grund dieses Ergebnisses wäre man wieder verleitet zu der Annahme, daß kolloide Aluminiumverbindungen doch irgend eine Rolle bei der Stickstoffbindung des *Azotobacter* spielen und vielleicht die Bestimmung haben, den schädigenden Einfluß von zu hohen Konzentrationen anderer wirksamer Stoffe oder anderer Verbindungen (in diesem Falle des $FeK_4(CN)_6$) zu paralysieren.

Versuch XVII.

Zu diesem Versuch wurde Nährlösung II mit 1·5% Glukose und 0·025% Pepton Witte, jedoch unter Wegfall des Ferrocyankaliums verwendet; außerdem erhielt die Nährlösung an Alkalizusatz in den zwei ersten Reihen 117—118 11·0 mg der schon mehrfach erwähnten Mischung von Alkalikarbonaten, in den übrigen Reihen statt dieser Mischung 12·5 mg $MgCO_3$. Da in dieser Versuchsserie die Wirkungen kleiner Gaben des $Mn(OH)_3$-Sakcharats in Verbindung mit $Fe(OH)_3$-Sakcharosol geprüft werden sollten, so erhielten mit Ausnahme der Reihe 117 alle übrigen Reihen zwei Tropfen des Manganum oxydatum saccharatum von Merck. Beim Pipettieren dieser letzteren Lösung wurde dem Parallelkolben der Reihe 121 statt 2 Tropfen versehentlich 1 cm³ zugesetzt, weshalb die Gabe des $Fe(OH)_3$-Sakcharosols für diesen Kolben herabgesetzt wurde und die beiden Kolben als separate Reihen in die Tabelle eingeführt sind.

Die Versuchskolben bekamen je 100 cm³ der fertigen Nährlösung samt Zusätzen, — ausgenommen $Mn(OH)_3$-, $Fe(OH)_3$- und $Si(OH)_4$-Zusätze, welche vor der dritten Sterilisation pipettiert wurden, — und wurden in der Weise infiziert, daß ein Kolben jeder Reihe mit der weißen Abart des Krakauer Stammes, der Parallelkolben mit *Az. vinelandii* geimpft wurde; die Analysenresultate sind deshalb in der Tabelle für jeden Kolben separat angegeben. Der Versuch dauerte 10 Tage bei einer Temperatur von 27—28° C. im Thermostaten.

Bezüglich der Entwicklung der Kulturen ist zu berichten, daß in den mit *A. vinelandii* geimpften Kolben die Vegetation schon am zweiten Tage ansetzte und am dritten Tage sich deutliche Fluoreszenz zeigte; in diesen Kolben kam es auch, namentlich in den

Reihen mit $MgCO_3$-Zusatz, zur Ausbildung von dicken Kahmhäuten. In den mit der weißen Abart des *A. chroococcum* geimpften Kolben war die Entwicklung von Anfang an eine schwache und von Fluoreszenz nichts zu bemerken, doch trat auch hier mit dem Alter der Kulturen ein schwacher Farbenwechsel der Flüssigkeiten ein.

Glukose war in den letztgenannten Kulturen nirgends verbraucht worden, in den mit *A. vinelandii* geimpften Kulturen der Reihen 119—122 bis auf letzte Spuren aufgezehrt.

TABELLE XVII.

(100 cm³ Nährlösung II mit 1·5% Glukose und 0·025% Pepton).

(Versuchsdauer 10 Tage).

Kolben *a*) jeder Reihe mit *A. chroococcum*, weißer Abart, *b*) mit *A. vinelandii* geimpft.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg			
		insgesamt		pro 1 g Glukose	
		a	*b*	*a*	*b*
117.	10·5 mg Karbonatmischung	1·97	3·66	1·31	2·44
118.	{ 10·5 „ „ 3·0 „ $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol 2 Tropfen $Mn(OH)_3$ als Sakcharosol . .	1·55	2·46	1·03	1·64
119.	{ 12 mg $MgCO_3$ 3 „ $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol 2 Tropfen $Mn(OH)_3$ als Sakcharosol . .	2·11	14·19	1·41	9·46
120.	{ Wie in Reihe 119 +25 mg Natriumsilikat	3·73	14·40	2·50	9·60
121.	{ Wie in Reihe 119 +6·7 mg $Si(OH)_4$ als Hydrosol	3·80	—	2·53	—
122.	Wie in Reihe 121, aber statt 2 Tropfen 1 cm³ $Mn(OH)_3$-Sakcharat und statt 3 mg nur 0·6 mg $Fe(OH)_3$ als Sakcharosol	—	10·58	—	7·05

Aus dem Versuch ergibt sich zuerst, daß zwischen *A. chroococcum* (weiße Abart) und *A. vinelandii* in bezug auf Lebensenergie und die Fähigkeit, die ihnen zu Gebote stehenden Kraftquellen der

Stickstoffbindung auszunützen, sehr große Unterschiede bestehen: erstere Art scheint mehr wählerisch zu sein und stellt auch größere Ansprüche an die Zusammensetzung des Nährbodens als letztere. Während diese die im Pepton Witte gebotene Kraftquelle, namentlich in Anwesenheit von $MgCO_3$ und $Fe(OH)_3$ recht gut für die Propagation und Stickstoffbindung verwertet und bis 9·6 mg Stickstoff pro 1 g Glukose gebunden hat, war bei ersterer Art die Wirkung derselben Stoffe eine recht schwache. Im übrigen lehrt der Versuch, daß in dieser Beziehung zwischen den beiden Arten nur graduelle Unterschiede bestehen, da die gleichen Stoffe und Kombinationen derselben auf beide in gleichem Sinne und proportional ihrer Lebenskraft gewirkt haben.

Ferner beweist der Versuch in Übereinstimmung mit den bei früheren Versuchen gemachten Erfahrungen, daß die Mischung von Alkalikarbonaten die Wirkungen des Magnesiumkarbonats nicht ersetzen kann. Auch wirkt die Mischung in Kombination mit $Fe(OH)_3$ und $Mn(OH)_3$ auf die Stickstoffbindung deprimierend.

Ob Manganhydroxyd das Ferrihydroxyd in seinen Wirkungen ersetzen kann, kann aus den Versuchsergebnissen bei der nicht einwandfreien Anordnung dieser Versuchsserie nicht entnommen werden. Da es nicht ausgeschlossen war, daß Zusatz von Manganhydroxyd auf den Verlauf und die Ergebnisse des Versuchs störend gewirkt hat, so wurde der Versuch mit Weglassung dieser Verbindung und zum Teil auch in anderer Anordnung wiederholt.

Versuch XVIII.

Der Versuch wurde mit derselben Nährlösung II mit 1·5% Glukose, aber nur mit 0·02% Pepton angestellt und die Kolben mit je 100 cm³ dieser Nährlösung beschickt. Reihe 123 erhielt keine weiteren Zusätze, die übrigen Reihen zu je 12·5 mg $MgCO_3$ pro Kolben wie im vorigen Versuch, außerdem die in Tabelle XVIII angeführten Zusatzmengen von Ferrihydroxyd, bezw. Natriumsilikat.

Die Impfung erfolgte in den vier ersten Reihen mit der gleichen Aussaat des *A. chroococcum*, weißer Abart, wie in Versuch XVII; die zwei letzten Reihen der Serie, deren Nährlösungen genau dieselben Zusätze erhielten wie die beiden unmittelbar vorangehenden Reihen, wurden mit *A. chroococcum*, schwarzer Abart, aus einer Parallelkultur, auf gleichem Agarnährboden gezüchtet, geimpft, um

einen Maßstab für das physiologische Verhalten beider Abarten auf diesem Nährboden zu gewinnen.

Nach erfolgter Infizierung kamen die Versuchskolben in den Thermostaten und wurden dort 10 Tage lang bei einer Temperatur von 27—28° C. stehen gelassen.

Die Entwicklung war, wie im vorigen Versuch für die weiße Abart, auch hier für beide Abarten schwach. Glukose war nach Abschluß des Versuchs überall in größeren oder geringeren Mengen vorhanden.

TABELLE XVIII.

(100 cm^3 Nährlösung II mit 1·5% Glukose und 0·02% Pepton).

(Versuchsdauer 10 Tage).

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm^3 Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg		
		insgesamt	Differ. + —	pro 1 g Glukose
	Geimpft mit *A. chroococcum*, weiß.			
123.	Kein weiterer Zusatz	0·48	0·00	0·32
124.	12·5 mg $MgCO_3$	1·20	0·35	0·80
125.	12·5 „ „ 6·0 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol	1·72	0·43	1·15
126.	12·5 „ $MgCO_3$ 6·0 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol 25·0 „ Natriumsilikat	2·98	0·91	1·99
	Geimpft mit *A. chroococcum*, schwarz.			
127.	Wie in Reihe 125	0·64	0·21	0·43
128.	„ „ „ 126	2·23	0·10	1·52

Der Versuch bestätigt in allen wesentlichen Punkten die Ergebnisse des vorhergehenden Versuchs.

Pepton allein ist in der angewandten Menge augenscheinlich nicht imstande, die Energieen zu liefern, welche dem *A. chroococcum* zur vollen Entfaltung seiner Fähigkeit der Stickstoffbindung nötig sind. War die angewandte Menge zu groß oder zu klein, oder übt Pepton überhaupt nur eine geringe Wirkung auf die Stickstoffbindung aus, läßt sich weder aus diesem Versuche noch aus den Ergebnissen der früheren Versuche sicher beurteilen. Für

die Annahme, daß die Konzentration von 0·02% Pepton zu groß war, würde das Ergebnis des Versuchs XIV (Reihe 102) sprechen, wo mit 0·01% Pepton bei *A. vinelandii* ein verhältnismäßig hoher Stickstoffgewinn erzielt wurde; dagegen der hohe Stickstoffgewinn in einem Kolben der Reihe 115 (Vers. XVI) bei einer Gabe von 0·025% reinem Pepton; doch ist letzterer Fall ein exzeptioneller und steht augenscheinlich mit der Wirkung einer größeren Gabe von $FeK_4(CN)_6$ im Zusammenhang; andererseits kann der Erfolg des Versuchs XIV mit größerer Wahrscheinlichkeit auf die gleichzeitige Zugabe von Dextrin zurückgeführt werden, wofür auch die mit Agar-Agarlösungen erzielten Resultate sprechen würden. Über alle diese Fragen könnten aber erst weitere Versuche volle Sicherheit bringen.

Aus allen diesen Versuchen mit organischen Kolloiden scheint nur der eine Schluß sichergestellt zu sein, daß dieselben schon in kleinen Gaben viel energischer wirken als anorganische Kolloide, und daß zur Entfaltung einer kräftigen Stickstoffbindungstätigkeit des *Azotobacter* sowohl stickstofffreie als auch stickstoffhaltige Kolloide, wie solche in dem natürlichen Humus des Bodens nebeneinander und im Gemenge vorkommen, unentbehrlich sind. Freilich müssen die letzteren nicht gerade peptonartige Verbindungen sein; möglich ist es vielmehr, daß dieselben in den meisten Fällen weiter fortgeschrittene Abbau- und Zersetzungsprodukte der Proteine darstellen.

Sichergestellt ist ferner, daß die organischen stickstofffreien und stickstoffhaltigen Kolloide selbst dann, wenn sie im entsprechenden Verhältnis gemengt vorkommen, für sich allein nicht imstande sind, den *Azotobacter* zur Entfaltung seiner vollen Stickstoffbindungskraft zu veranlassen; sie erlangen aber diese Eigenschaft in Verbindung und unter Mitwirkung gewisser mineralischer Stoffe, von denen als die wichtigsten Ferrihydroxyd, die Silikate der Alkalien und die Karbonate der alkalischen Erden und Alkalien erkannt worden sind.

Weitere Versuche wurden noch mit „Natriumhumat aus dem Gärtchen" zu dem Zwecke angestellt, um einerseits zu erproben, ob dasselbe in seinen Wirkungen durch Zugabe von Pepton verbessert werden kann, andererseits die Wirkungen desselben auf *A. vinelandii* im Vergleich zu den beiden Abarten des *A. chroococcum* festzustellen.

Da das fragliche Humat in seiner ursprünglichen Beschaffenheit zu den vorhergehenden Versuchen gänzlich aufgebraucht war, so kam zu diesen Versuchen ein Präparat aus demselben Humat in Anwendung, welches vor Monaten hergestellt und als Zusatz zu den bei morphologischen Untersuchungen gebrauchten Nährböden verwendet wurde. Das Präparat war eine 1%-ige Lösung des in Rede stehenden Humats mit Zugabe von zirka 0·015% $CaCO_3$, welches samt den erdigen und sandigen Bestandteilen des Humats sich am Boden des Kolbens absetzte. Es wurde nun die Humatlösung vorsichtig abgehebert, auf einem Wasserbad zur Trockene gebracht und das so gewonnene reine Humat zu den Versuchen verwendet.

Versuch XIX.

Zur Nährlösung II mit 1·5% Glukose wurden 0·025% Natriumhumat zugesetzt und nach Beschickung mit den in der folgenden Tabelle angegebenen Zusätzen im Dampftopf dreimal sterilisiert; nur das Ferrihydroxydsakcharosol wurde erst vor der dritten Sterilisation zugesetzt.

Die Kolben erhielten je 100 cm³ der betreffenden Nährlösung und wurden mit *Az. vinelandii* geimpft. Die Versuchsdauer betrug 8 Tage bei einer Temperatur von 27—28° C.

Glukose war in sämtlichen Reihen gänzlich verbraucht worden mit Ausnahme der Reihe 129, wo dieselbe noch in Spuren nachgewiesen werden konnte.

Die Resultate sind in der nachstehenden Tabelle XIX angegeben.

(Sieh Tab. XIX Seite 918).

Vergleicht man die erzielten Stickstoffgewinne mit denjenigen des Versuchs VII einerseits und den bei Verwendung von „künstlichen Humaten“ einschließlich Agarnährlösung erzielten, so wird man zugeben müssen, daß das fragliche Humat auch bei dem stark stickstoffbindenden *A. vinelandii* sich als schwach wirksam erwiesen hat. Zusatz von $MgCO_3$ hob seine Wirksamkeit, noch mehr Zusatz von Pepton und Ferrihydroxyd; dagegen bewirkte Natriumsilikat in Gegenwart von Pepton und Magnesiumkarbonat keine Steigerung der Wirkung gegenüber der letzteren Verbindung.

TABELLE XIX.

(100 cm³ Nährlösung II mit 1·5% Glukose und 0·025% „Natriumhumat aus dem Gärtchen").

(Versuchsdauer 8 Tage).

Geimpft mit *Azot. vinelandii* Lipm.

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg		
		insgesamt	Differ. + —	pro 1 g Glukose
129.	Kein weiterer Zusatz	14·67	6·60	9·78
130.	15 mg $MgCO_3$	16·38	0·11	10·92
131.	15 „ $MgCO_3$ 5 „ Pepton	17·05	0·25	11·37
132.	15 „ $MgCO_3$ 5 „ Pepton 2·5 „ $Fe(OH)_3$-Sakcharosol	17·90	0·28	11·93
133.	15 „ $MgCO_3$ 5 „ Pepton 25 „ Natriumsilikat	16·40	0·07	10·93

Versuch XX.

Zur Verwendung kam die gleiche Nährlösung mit 0·025% desselben Humats und mit 1·5% Glukose wie im vorigen Versuch; auch war die Behandlung der Kolben bis zur Infizierung die gleiche und nur die verwendeten Mengen der Zusätze zum Teil verschieden.

Die Infizierung erfolgte in den ersten vier Reihen (134—137) mit der schwarzen Abart, in den zwei letzten (138—139), welche genau die gleichen Zusätze und die gleichen Mengen derselben erhielten wie die unmittelbar vorangehenden, mit der weißen Abart des *A. chroococcum* (Krakauer Stamm). Das Material zur Impfung wurde für die schwarze Abart aus einer Kultur auf Humatagarnährboden entnommen; zur Impfung mit der weißen Abart diente, da eine Parallelkultur dieser Abart auf dem gleichen Nährboden nicht mehr vorhanden war, eine Kultur auf einem aus der Nährlösung I unter Zusatz von 0·5% $CaCO_3$ bereiteten Agarnährboden.

Die Versuchsdauer erstreckte sich mit Rücksicht auf die geringere Lebensenergie der beiden Abarten gegenüber dem *A. vinelandii* auf 10 Tage bei gleicher Temperatur von 27—28° C.

Die Entwicklung in den Kulturen war überall kräftig und führte zur Ausbildung von reichlichen Kahmhautdecken, die namentlich in den mit der weißen Abart geimpften Reihen (139—140) stark entwickelt, dabei auch kompakt waren und ringsum an den Gefäßwänden hoch hinaufstiegen, mit Ausnahme der Reihe 134, wo dieselben von zarter Beschaffenheit waren und alsbald sich zu Boden senkten.

Glukose war überall verbraucht, ausgenommen Reihe 139, wo dieselbe in beiden Kolben in geringen Mengen, und einen Kolben der Reihe 134, wo dieselbe in größeren Mengen nachgewiesen werden konnte.

Die Resultate gibt nachstehende Tabelle XX an.

TABELLE XX.

(100 cm³ Nährlösung II mit 1·5% Glukose u. 0·025% „Natriumhumat aus dem Gärtchen").

(Versuchsdauer 10 Tage).

Reihe	Art und Menge der Zusätze pro 100 cm³ Nährlösung	Stickstoffgewinn in mg		
		insgesamt	Differ. + —	pro 1 g Glukose
	Geimpft mit *A. chroococcum*, schwarz.			
134.	Kein weiterer Zusatz	9·96	2·25	6·64
135.	12·5 mg $MgCO_3$	10·39	0·41	6·93
136.	12·5 „ $MgCO_3$ 12·5 „ Pepton	11·56	0·62	7·71
137.	Wie in Reihe 136 + 3 mg $Fe(OH)_3$-Sakcharosol . . .	12·83	0·10	8·55
138.	Wie in Reihe 137 + 10 mg Natriumsilikat	13·38	1·47	8·90
	Geimpft mit *A. chroococcum*, weiß.			
139.	Wie in Reihe 137	12·64	0·00	8·43
140.	Wie in Reihe 138	12·32	0·07	8·21

Obgleich der Versuch zwei Tage länger andauerte, waren die Stickstoffgewinne gegenüber den im Versuch XIX erzielten durchwegs geringer.

Auffallend ist wieder, analog der Reihe 129 im vorigen Versuch, der große Unterschied in der Menge des gebundenen Stickstoffs zwischen den beiden Kolben der Reihe 134, was dafür spricht, daß in der Tat dem „Natriumhumat aus dem Gärtchen“ etwas fehlte, was nicht nur überhaupt seine schwache Wirkung bedingte, aber dieselbe auch unregelmäßig verlaufen ließ.

Entsprechend der schwächeren Lebensenergie des *A. chroococcum* gegenüber *A. vinelandii* sind die Stickstoffgewinne im allgemeinen zwar geringer, aber durchaus proportional den im vorigen Versuch erlangten ausgefallen. Magnesiumkarbonat hat nur schwach gewirkt, Zusatz von Pepton verbesserte die Wirkung sichtlich und der höchste Stickstoffgewinn wurde bei gleichzeitigem Zusatz von $MgCO_3$, $Fe(OH)_3$, Natriumsilikat und Pepton erreicht.

Daß die mit der weißen Abart des *A. chroococcum* geimpften Reihen in dieser Versuchsserie geringere Stickstoffmengen gebunden haben, hängt unzweifelhaft damit zusammen, daß das Impfmaterial einer durch schlechten Nährboden geschwächten Vegetation entnommen wurde, und beweist wieder, daß nicht nur die Abart oder Varietät, sondern auch der individuelle Kraftzustand der Vegetation bei einer und derselben Varietät auf die Höhe der Stickstoffbindung von Einfluß sind.

Hiemit bin ich mit den zum Zwecke der Aufklärung der Wirkungsweise der Humusstoffe auf die Stickstoffbindung des *Azotobacter* durchgeführten Versuchen am Ende angelangt.

Ich bin mir vollkommen bewußt, daß diese Versuche kein in sich abgeschlossenes Ganze bilden, in mancher Hinsicht noch große Lücken aufweisen und manche von ihnen auch in bezug auf Methodik nicht einwandfrei sind. Es muß jedoch beachtet werden, daß viele von ihnen nur „Tastversuche“ waren, um mit deren Hilfe erst Anhaltspunkte für die weitere methodische Forschung zu gewinnen; ich habe sie trotzdem in die Darstellung aufgenommen, weil sie das Gesamtbild ergänzen und die Resultate der methodischen Versuche bestätigen. Auch habe ich auf dem von mir betretenen Wege, die Wirkungen der Kolloide auf die Stickstoffbindung zu erforschen, keine Vorgänger gehabt; denn, wenn auch mancher Forscher den von mir gewählten Pfad eingeschlagen hatte, so glaubte er sich verirrt zu haben und zog sich bald auf die alten gebahnten

und bequemen Wege der physiologischen Nährwirkung von Stoffen zurück. Eine besondere Schwierigkeit bereitete mir auch der Umstand, daß während der zwanzig Jahre, wo ich auf einem anderen Arbeitsgebiete tätig gewesen war, nicht nur in der Bakteriologie und den ihr am nächsten stehenden biologischen Disziplinen, sondern auch in den Hilfswissenschaften ungeheure Fortschritte und Errungenschaften erzielt wurden, die erst nach und nach, vorwiegend erst während dieser Untersuchungen, kennen gelernt werden mußten. Ich verweise in dieser Beziehung auf den erst in den letzten kaum mehr als zehn Jahren entstandenen neuen Wissenszweig: die Kolloidchemie, deren Bedeutung für die richtige Erkenntnis der Lebensprozesse und Lebensformen heute wohl allgemein anerkannt wird. Die zuletzt erwähnten Schwierigkeiten mögen auch als Entschuldigung dienen, wenn ich vielleicht manche auf dasselbe Thema bezugnehmende wichtige Publikation übersehen habe oder Beobachtungen und Tatsachen, die schon von anderen gemacht, bezw. festgestellt wurden, als neu hinstelle.

Allein trotz aller der Mängel und Lücken, die den oben beschriebenen physiologischen Versuchen anhaften mögen, lassen sich mit Rücksicht auf die nicht geringe Zahl derselben und die Regelmäßigkeit, mit welcher bestimmte Erscheinungen und Resultate unter Einwirkung bestimmter Stoffe zutage traten, gewisse allgemeine Schlüsse sowohl über die äußeren Faktoren und Bedingungen der Stickstoffbindung als auch über die Ursachen der befördernden Wirkungsweise der Humussubstanzen aus diesen Versuchen ziehen.

Bevor ich jedoch auf diese Schlüsse eingehe, ist es notwendig, mit einigen Worten der Theorieen zu gedenken, welche die fördernde Wirkung der Humusstoffe auf die Stickstoffbindung des *Azotobacter* erklären sollten.

Kaserer (I, 16) glaubte, aus seinen Versuchen schließen zu dürfen, daß Humusstoffe durch ihren Gehalt an Eisen-, Aluminium-Silikat- und vielleicht auch Manganverbindungen, die er als unentbehrliche Nährstoffe für *Azotobacter* und andere Bodenbakterien betrachtet, günstig wirken. Einen direkten Beweis für diese seine Anschauung hat er jedoch nicht erbracht. Er zieht diesen Schluß aus Versuchen, zu denen keine Humate, vielmehr ausschließlich reine Glukose und reine Mineralsalze verwendet wurden. Diese Nährlösungen haben sich aber nur dann als mehr oder weniger

wirksam erwiesen, wenn sie kolloider Natur waren; bei Abwesenheit von kolloiden Silikaten und anderen kolloiden Verbindungen war ihre Wirksamkeit sehr gering; auch steigerte sich ihre Wirksamkeit mit der Art und Menge der vorhandenen mineralischen Kolloide. Daraus dürfte aber nur der Schluß gezogen werden können, daß die genannten kolloiden Verbindungen entweder nur in kolloider Form als Nahrung aufgenommen werden oder daß sie in irgend einer Weise indirekt wirken. Für die erstere Annahme hat Kaserer keine Beweise erbringen können, ja nicht einmal versucht, diese Art der Wirkung wahrscheinlich zu machen; es fehlen auch Anhaltspunkte aus der übrigen Bakterienwelt, daß mineralische Stoffe in kolloider Form geboten werden müssen, um von den Bakterien als Nahrung verbraucht werden zu können. Es bleibt demnach nur die andere Annahme übrig, daß die mineralischen Kolloide der Nährlösungen Kaserer's indirekt die Entwicklung und Stickstoffbindung beeinflußt haben.

Auf der anderen Seite haben Remy und Rösing (I, 17) aus ihren Versuchen mit Humusstoffen den Schluß gezogen, daß das Eisen, oder — präziser ausgedrückt — seine Verbindung mit Sauerstoff: das Eisenoxyd (Fe_2O_3) der wirksame Bestandteil der Humussubstanzen und der eigentliche Träger ihrer azotobakterfördernden Wirkung sei (a. a. O., S. 382). Neuerdings hat Rösing in einer zusammenfassenden Mitteilung über die in Bonn-Poppelsdorf ausgeführten Versuche (38) diese Ansicht noch präziser zum Ausdruck gebracht. Die genannten Forscher stützen ihre Ansicht zuerst auf die Tatsache, daß Humussubstanzen des Bodens stets größere oder geringere Mengen Eisenverbindungen enthalten, und suchen zu beweisen, daß zwischen dem Eisengehalt derselben und ihrer Wirksamkeit direkte Beziehungen bestehen, indem durch Extraktion des Humus mit Salzsäure die fördernde Wirkung des letzteren auf ein Minimum herabsinkt. Eine weitere Stütze ihrer Ansicht finden sie darin, daß Eisenverbindungen für sich allein in Beijerinck'scher Mannitnährlösung die Stickstoffbindungstätigkeit des *Azotobacter* außerordentlich befördern und daß ein durch HCl unwirksam gemachtes natürliches oder ein künstlich hergestelltes Humat (wie Birkazid) durch Zusatz geeigneter Eisenverbindungen seine Wirksamkeit wieder-, bezw. neu erlangt.

Betrachten wir die Versuche von Remy und Rösing etwas näher, so ergibt sich folgendes. Zuerst kann aus den Versuchen nicht

gefolgert werden, daß zwischen dem Eisengehalt der Humusstoffe und deren Wirksamkeit direkte Beziehungen bestehen, schon aus dem Grunde nicht, da durch kochende Salzsäure extrahierte Humate nicht nur ihrer Eisenverbindungen, sondern auch anderer vielleicht wirksamer Stoffe beraubt werden. In der Tat haben die genannten Forscher gefunden, daß neben Eisen auch Silikate schwach wirksam sind und daß ein Zusatz von Silikaten zu den mit HCl behandelten oder künstlichen unwirksamen Humaten die Stickstoffbindung sichtbar hebt. Dann ist auch der weitere Schluß nicht gerechtfertigt, daß Eisenverbindungen überhaupt die Stickstoffbindung befördern, denn eine Anzahl von geprüften Eisenverbindungen (Phosphate, Zitrate, Tartrate u. s. w.) haben sich in ihren diesbezüglichen Versuchen als unwirksam oder beinahe unwirksam erwiesen. Nur Eisensilikat hat in allen Versuchen eine schwache und Eisenhydroxyd in Zuckerlösung eine stark befördernde Wirkung geübt. Bezüglich der Wirkung des ersteren Präparats verweise ich auf die beim Versuch III, S. 875, gemachten Bemerkungen. Was aber das letztere anlangt, so ist dieses ein Kolloid und es muß die Frage aufgeworfen werden, ob die Wirksamkeit des Eisenhydroxyds auf seinem Gehalt an Fe_2O_3 oder vielmehr auf seinen kolloiden Eigenschaften beruht.

Obgleich ich mit anderen Eisenoxydverbindungen (Eisensilikat ausgenommen) keine Versuche angestellt habe, glaube ich die erstere Möglichkeit, daß $Fe(OH)_3$ durch seinen Gehalt an Fe_2O_3 zur Wirkung gelangt, auf Grund meiner sonstigen Versuche ausschließen zu müssen. Sehen wir uns die bezüglichen Versuchsergebnisse etwas genauer an.

Im Versuch I (Reihe 3) hat reines mineralisches $Fe(OH)_3$ schon in geringen Mengen die Entwicklung gehemmt und die Stickstoffbindung beinahe vollständig unterdrückt; ebenso wirkte es im Agarnährboden auf *Azotobacter* direkt abtötend. Dasselbe Präparat in Zuckerlösung übte auch in kolloider Agarnährlösung (Vers. XI, R. 85) und in Natriumhumatlösung (Vers. VI, R. 52) die gleiche Wirkung aus. Der direkt schädigende Einfluß dieses Präparats konnte jedoch in Natriumhumatlösung durch Zusatz von Alkalien und alkalischen Erden (in Form von Silikaten und Karbonaten) zum größten Teil gehoben werden (Vers. VI, R. 54—55 und Vers. VII, R. 58 und 62). Dasselbe Präparat hat aber selbst in größeren Mengen fördernd gewirkt, wenn es in stark alkalischer Na-

triumsilikatlösung (Vers. V, R. 41 und 46) geboten wurde. Anderseits hat das Ferrihydroxyd in Zuckerlösung, wenn es aus $FeCl_3$ mit einem kleinen Überschuß von NaOH bereitet wurde, in rein mineralischer Glukoselösung nicht hemmend, vielmehr schwach fördernd gewirkt, und seine fördernde Wirkung steigerte sich mit der Höhe der Dosis und in Gegenwart von Alkalien oder alkalischen Erden (Vers. IV, R. 30—37 und Vers. V, R. 42 und 47) namentlich dann, wenn es in Lösung erhalten blieb. Da nun sowohl das rein mineralische Hydrosol als auch das aus demselben zubereitete Sakcharosol neutral, das aus $FeCl_3$ und NaOH bereitete Sakcharosol alkalisch reagierten, so ist aus allen diesen Versuchsergebnissen der Schluß zu ziehen, daß Ferrihydroxyd nur dann fördernd auf die Stickstoffbindung wirkt, wenn es mit Alkalien und alkalischen Erden vergesellschaftet ist.

Beachtet man weiter, daß der günstige Einfluß der Alkalien und alkalischer Erden auf die Wirksamkeit des Ferrihydroxyds insbesondere dann zur Geltung kommt, wenn dieselben ebenfalls in kolloider Form geboten werden und als Schutzkolloide gegen Ausfällung des letzteren wirken, so muß daraus folgerichtig geschlossen werden, daß das Ferrihydroxyd nicht durch seinen Gehalt an Fe_2O_3, sondern nur durch seine kolloide Beschaffenheit die Stickstoffbindungstätigkeit des Azotobacter begünstigt.

Indirekt findet dieser Schluß eine Stütze noch in dem Umstande, daß kolloide Lösungen infolge ihrer großen Oberflächenentwicklung gewisse Stoffe (im gegebenen Falle Alkalien) mehr oder weniger stark adsorbieren und dadurch einen für die Stickstoffbindungstätigkeit des *Azotobacter* günstigen Zustand des Kolloids herbeiführen können. Dem entgegen würde bei der Annahme, daß Fe_2O_3 das wirksame Agens der Stickstoffbindung ist, die günstige Wirkung des Schutzkolloids und das Ausbleiben jeder Wirkung beim Ausfällen des $Fe(OH)_3$ aus der kolloiden Lösung ganz unerklärlich bleiben.

Noch mehr wird diese Anschauung durch die Ergebnisse der mit organischen, namentlich stickstoffhaltigen Kolloiden einschließlich Natriumhumat angestellten Versuche gestützt. Sämtliche diese Versuche (XI—XX) beweisen, daß in Gegenwart letztgenannter Kolloide die Stickstoffbindung des Azoto-

bacter schon durch minimale Mengen von Ferrihydroxyd gewaltig gesteigert wird. Diese Tatsache würde unerklärlich sein, wenn man die Wirkungen des Ferrihydroxyds auf seinen Gehalt an Fe_2O_3 zurückführen wollte; denn wäre das letztere der Fall, so müßte man annehmen, wie es Remy und Rösing tatsächlich getan haben, daß die fördernde Wirkung des $Fe(OH)_3$ mit der steigenden Menge des letzteren auch steigen sollte, wie es tatsächlich der Fall ist, wenn nur anorganische Kolloide dem *Azotobacter* zur Verfügung stehen. Dagegen läßt sich wohl denken, daß das kolloide $Fe(OH)_3$ durch die stickstoffhaltigen Kolloide besser geschützt und vielleicht auch (zufolge Adsorption) intensiver verteilt wird, wodurch eben der für die Stickstoffbindungtätigkeit des *Azotobacter* günstigste Zustand geschaffen wird.

Aus allen diesen Erwägungen ergibt sich aber fast mit voller Sicherheit, daß Ferrihydroxyd nicht durch seinen Gehalt an Eisen oder Eisenoxyd, sondern zufolge der ihm als Kolloid zukommenden spezifischen Eigenschaften an der Stickstoffbindungstätigkeit des *Azotobacter* beteiligt ist. Ich sage: „beteiligt ist“, denn kolloides Eisenhydroxyd ist nicht die einzige Verbindung, welche den Stickstoffbindungsprozeß anregt und unterhält; vielmehr sind an diesem Prozeß auch andere Stoffe kolloider und kristalloider Natur beteiligt, und eine ausgiebige Stickstoffbindung findet nur dann statt, wenn sämtliche diese Stoffe in entsprechender Kombination und Konzentration vorhanden sind.

Von diesem Gesichtspunkte aus lassen sich aus den oben mitgeteilten Versuchen folgende Schlüsse ableiten:

1) Die Stickstoffbindungsfähigkeit des *Azotobacter* ist zwar eine spezifische Lebensfunktion dieses Mikroben, welche er mit nur wenigen anderen Mikroorganismen zu teilen scheint, sie äußert sich jedoch nur unter ganz bestimmten Bedingungen, welche auch zu seiner Entwicklung und Vermehrung unentbehrlich zu sein scheinen.

2) Eine Hauptbedingung seiner Entwicklung und seiner Stickstoffbindungstätigkeit ist die Alkalität des Nährmediums.

3) Als günstig für die Propagation und Stickstoffbindung haben sich in erster Linie die Karbonate der alkalischen Erden und der Alkalien erwiesen; dann auch Dikaliumphosphat, Natrium- und Kaliumsilikat.

4) Die kohlensauren Salze der Alkalien und alkalischen Erden bewirken schon für sich allein in rein mineralischer Glukoselösung eine sichtbare Steigerung der Entwicklung und der Stickstoffbindung; der Grad dieser Steigerung ist von der Art und der disponiblen Menge der fraglichen Karbonate, wohl auch von der Art und Menge der anderen in der Nährlösung enthaltenen mineralischen Salze abhängig. Noch günstiger als die fraglichen Karbonate wirken die alkalischen und zugleich kolloiden Silikate; am günstigsten scheinen jedoch die alkalisch reagierenden Gemenge von stickstofffreien und stickstoffhaltigen organischen Kolloiden zu wirken (Vers. XIV, Reihe 102).

5) Allein sämtliche kolloiden Stoffe, gleichviel ob sie mineralischer oder organischer Natur sind, vermögen, soweit dies durch vorliegende Versuche und anderer Forscher festgestellt werden konnte, selbst bei günstigster Kombination und beim günstigsten Grad der Alkalität die stickstoffbindende Kraft des *Azotobacter* nicht bis zu voller Entfaltung zu bringen; sie erlangen aber diese Fähigkeit in Gegenwart und unter Mitwirkung des kolloiden Eisenhydroxyds. Erst dieses Kolloid steigert in Verbindung mit den anorganischen, bezw. organischen Kolloiden, günstige Alkalitätsverhältnisse des Nährmediums vorausgesetzt, die Intensität der Stickstoffbindung gewaltig.

6) Während jedoch mit Hilfe von rein mineralischen Kolloiden selbst bei größeren Mengen von Eisenhydroxyd und unter günstigen Alkalitätsverhältnissen eine hohe Stickstoffbindung nur in den seltensten Fällen erlangt werden kann, bewirken organische Kolloide, wenn dieselben in entsprechender Form und Menge und mit den erforderlichen Alkalien geboten werden, schon bei sehr geringen Mengen von Eisenhydroxyd eine gewaltige Steigerung der Stickstoffbindung.

7) Von organischen Kolloiden kommen sowohl stickstofffreie als auch stickstoffhaltige Abbauprodukte der organischen Substanz als Kraftquelle der Stickstoffbindung in Betracht; beide sind für sich allein unwirksam oder nur schwach wirksam und erlangen ihre volle Wirksamkeit erst im Gemenge miteinander und mit den übrigen bei der Stickstoffbindung wirksamen kolloiden und kristalloiden mineralischen Stoffen. Schon die ersten Abbauprodukte der organischen Substanz, welche in Dextrin und Peptonen vorkommen,

üben einen sehr günstigen Einfluß auf die stickstoffbindende Tätigkeit des *Azotobacter* aus; es ist aber anzunehmen, daß weiter fortgeschrittene Zersetzungsprodukte der kolloiden lebendigen Materie sich als noch wirksamer erweisen werden.

8) Die günstige Wirkung der Humusstoffe des Bodens auf die Stickstoffbindung wird einerseits durch ihre chemische Zusammensetzung, anderseits durch ihre chemisch-physikalischen Eigenschaften bedingt. Als Zersetzungsprodukte der organischen Substanz enthalten sie die für die Stickstoffbindung so wichtigen stickstofffreien und stickstoffhaltigen Kolloide und dank diesem Umstande auch hohe Adsorptionskraft für Basen und andere mineralische Bestandteile; wahrscheinlich ist es auch, daß sie mineralische Kolloide, insbesondere Eisenhydroxyd in Lösung halten und vor Ausfällung schützen. Außerdem enthalten sie in inniger Vermengung lösliche kolloide Silikate und Aluminiumverbindungen, von denen namentlich die ersteren bei der Propagation und Stickstoffbindung des *Azotobacter* eine wichtige Rolle spielen, während letztere wohl auch auf diese Prozesse nicht ohne Einfluß sind. Dank allen diesen Eigenschaften nehmen sie als Kraftquelle der Stickstoffbindung die erste Stelle ein. Ihre Wirksamkeit hängt von der Art und Menge der in ihnen enthaltenen stickstofffreien und stickstoffhaltigen organischen Zersetzungsprodukte und von der Art und Menge der durch Adsorption an letztere gebundenen kolloiden und kristalloiden mineralischen Bodenbestandteile; sie muß je nach dem Ort und den Bedingungen ihrer Entstehung variieren und variiert tatsächlich in weiten Grenzen.

9) Üppige Entwicklung des *Azotobacter* und reiche Kahmhautbildung gehen nicht immer Hand in Hand mit hoher Stickstoffbindung. Auch der rasche Verbrauch der Glukose ist kein sicheres Anzeichen einer hohen Stickstoffbindungstätigkeit des *Azotobacter*. Diese Prozesse sind einander nicht proportional, sie können unter Umständen auch im entgegengesetzten Sinne nebeneinander verlaufen.

10) Verschiedene Arten, bezw. Varietäten und Stämme, ja selbst Ernährungszustände des *Azotobacter* zeigen in bezug auf ihre Stickstoffbindungsfähigkeit und ihren Bedarf an den bei der Stickstoffbindung wirksamen Substanzen ein sehr verschiedenes Verhalten.

Auf die in den beiden letzten Punkten markierten Beziehungen werde ich im nächsten Kapitel noch zu sprechen kommen.

VIII. Biologische Fragmente.

Man faßt unter der Bezeichnung „Biologie“ gewöhnlich sämtliche Erscheinungen des Lebens, also auch die physiologischen Vorgänge der Ernährung, des Wachstums, der Bewegung und der Fortpflanzung zusammen. Im engeren Sinne werden jedoch als biologische Erscheinungen diejenigen Lebensvorgänge verstanden, welche durch äußere Faktoren hervorgerufen, bald in der äußeren Gestaltung und den Lebensformen, bald in einer Abweichung der physiologischen Funktionen und Eigenschaften ihren Ausdruck finden.

Nur die Erscheinungen dieser letzteren Art sollen in diesem Kapitel zur Sprache gelangen, aber auch diese in mehr fragmentarischer Form, da sie entweder nicht Gegenstand eines systematischen und erschöpfenden Studiums gewesen sind, oder, wenn auch eingehender studiert, doch nicht immer zu einem entscheidenden Urteil geführt haben.

Variabilität und Artenfrage.

Sämtliche Forscher, welche sich mit Azotobakter-Studien näher befaßt haben, betonen die außerordentliche Variabilität dieses Mikroben. Wie an anderer Stelle schon hervorgehoben, steht seine Variabilität augenscheinlich mit seiner geographischen Verbreitung über alle Erdteile im engsten Zusammenhang; sie ist aber auch der äußere Ausdruck seiner inneren Konstitution: seiner Anpassungsfähigkeit an die wechselnden Bedingungen des Lebens. Düggeli (39) konnte schon durch Abänderungen der Temperatur und des Sauerstoffzutritts ziemlich weitgehende Formveränderungen in den Azotobakterzellen hervorrufen und Löhnis und Westermaier (I, 10) haben in gleicher Weise bei sämtlichen von ihnen untersuchten Arten und Stämmen den großen Einfluß des Nährbodens auf die Formgestaltung der Zellen konstatieren können.

Meine eigenen Untersuchungen, die zuerst am Krakauer Stamme des *A. chroococcum*, später auch an anderen Arten, resp. Varietäten ausgeführt wurden, haben diese Beobachtungen nicht nur bestätigt, sondern auch nach mehreren Richtungen hin ergänzt und erweitert. Zuerst zeigte es sich, daß trotz der großen Mannigfaltigkeit der Wuchs- und Gestaltungsformen, welche *Azotobacter* unter dem Wechsel der äußeren Bedingungen annimmt, die Grundformen, welche

den normalen Lebenslauf charakterisieren, stets mehr oder weniger deutlich erhalten bleiben. Ferner konnte konstatiert werden, daß verschiedene Stoffe je nach ihrer Natur und Beschaffenheit in verschiedener Weise die morphologische Gestaltung und den ganzen Entwicklungsgang beeinflussen: mineralische und basische Stoffe, wie die kohlensauren Salze der Alkalien und alkalischen Erden, Silikate der Alkalien, Dikaliumphosphat, Eisenhydroxyd u. s. w. beschleunigen im allgemeinen die Reife und verkürzen die vegetative Lebensperiode; organische, insbesondere stickstoffhaltige organische Kolloide sind dagegen der vegetativen Vermehrung und Erhaltung der vegetativen Lebensformen sehr günstig. Dieser Einfluß tritt namentlich in rein mineralischen Glukoselösungen schon bei geringen Gaben der betreffenden Stoffe sehr deutlich zum Vorschein; er läßt sich aber auch für Gemenge von mineralischen und organischen Substanzen leicht nachweisen, da größerer Zusatz von Alkalikarbonaten oder anderen ähnlich wirkenden Stoffen frühzeitige Reife und damit auch eine Depression in der Stickstoffbindung verursacht. Anderseits wurde auch öfters beobachtet, daß größere Gaben von Magnesiumkarbonat oder Natriumsilikat die Ausbildung der fruktifikativen Formen unterdrückten und zur Entstehung von involutiven Formen (langen, unsegmentierten, vielfach gewundenen, bazillenartigen Fäden) Veranlassung gaben; die Fäden traten alsdann bald vereinzelt auf, oder sie waren, was häufiger der Fall war, zu mehr oder weniger dichten Kolonieenknäueln vereinigt.

Neben der frühzeitigen Reife rufen mineralische und basische Kristalloide und Kolloide noch die Erscheinung der Gallertkolonieenbildung hervor; auch manche organische Substanzen, namentlich Blut-, Knochen- und Holzkohle bewirken stets die Ausbildung der in Gallertkapseln eingehüllten Kolonieen; die mächtigsten Gallertkolonieen werden jedoch unter dem Einfluß von Ferri- und Manganhydroxyd entwickelt. Daß es sich bei der Ausbildung dieser Gallertkapseln um Schutzeinrichtungen gegen irgendwelche schädliche Einflüsse dieser Stoffe bei höheren Konzentrationen derselben handelt, scheint unzweifelhaft zu sein; welcher Art jedoch diese Einflüsse sind, konnte leider nicht festgestellt werden. Immerhin ist die Tatsache interessant, daß Humussubstanzen und Gemenge von stickstofffreien und stickstoffhaltigen organischen Kolloiden die Gallertkapselnbildung insoweit behindern, als in deren Gegenwart

bedeutend größere Mengen der betreffenden Stoffe angewandt werden müssen, um dieselbe überhaupt in Erscheinung treten zu lassen.

In biologischer Beziehung interessierte mich insbesondere die bei morphologischen Untersuchungen gemachte Erfahrung, daß die gewöhnliche schwarzbraune Form des *A. chroococcum* unter dem Wechsel der Nährmedien und anderer Faktoren Gestalten annimmt und Vegetationsbilder liefert, welche als besonders charakteristisch für die von verschiedenen Autoren unterschiedenen Arten wie *A. agile*, *A. vinelandii*, *A. Beijerinckii* u. dgl. beschrieben und abgebildet werden. Nach diesem Verhalten zu schließen, schien es nicht unwahrscheinlich zu sein, daß durch kulturelle Maßregeln aus *A. chroococcum* die anderen Arten herangezüchtet werden können. In dieser Meinung wurde ich noch mehr gestärkt, als ich bei Überimpfung einer älteren Reinkultur des Krakauer Stammes aus Beijerinck'scher Mannitnährlösung auf Agarnährboden in einer Serie der Kulturen die gewöhnliche schwarzbraune Form, in einer zweiten Parallelserie eine sich nicht verfärbende. rein weiße Kolonieenbeläge bildende Form erhielt. Es konnte nicht gezweifelt werden, daß diese „weiße Abart" aus der gewöhnlichen schwarzen Form hervorgegangen war, da die fragliche Kultur in Mannitnährlösung, aus welcher die neue Form erhalten wurde, aus einer ebensolchen Kultur genommen wurde, diese letztere aber beim Überimpfen auf Agarnährboden stets nur rein pechschwarze Kolonieenbeläge lieferte. Auch stimmte die neue Form morphologisch mit der gewöhnlichen „schwarzen Abart" vollkommen überein; sie unterschied sich von der letzteren nur durch kräftigeres Wachstum, namentlich in humathaltigen Nährböden, größere Beweglichkeit, längeres Andauern der vegetativen Lebensperiode und durch das Ausbleiben der Pigmentbildung im Fruktifikationsstadium; doch muß bemerkt werden, daß auch dieser letztere Unterschied nur graduell war, da alte Kolonieenbeläge sich beim Austrocknen des Agars schwach lichtbraun verfärbten. Spätere Überimpfungen aus derselben Stammkultur (in Mannitnährlösung) lieferten bald rein schwarze, bald rein weiße Kolonieenbeläge, bald auch Mischkolonieen mit Überwiegen der weißen Abart und inselartig zerstreuten schwarzen Kolonieen auf dem weißen Belag. Überimpfungen der weißen Abart auf frische Nährböden lieferten aber nur Reinzuchten dieser neuen Form.

Da in der Stammkultur, welche die neue Abart lieferte, sich zahlreiche fadenförmige Involutionsformen mit lichtbrechenden

Körnchen, daneben auch Mikroazotobakter-, bezw. Regenerationsformen entwickelt haben, so lag die Vermutung nahe, daß die neue Form sich als „spontane Variation" aus den regenerativen Mikroformen entwickelt habe.

Diese Vermutung sollte nun experimentell auf ihre Richtigkeit geprüft werden. Zu diesem Zwecke wurden mehrere Kulturen in solchen Nährlösungen angesetzt, welche erfahrungsgemäß die Entstehung der Mikroformen begünstigten. Gleichzeitig sollte geprüft werden, ob es nicht möglich wäre, diejenigen Wuchs- und Habitusformen von *A. chroococcum*, welche die für andere Arten charakteristischen Eigentümlichkeiten zeigten, durch fortgesetzte Überimpfungen auf Nährböden von bestimmter Zusammensetzung zur Konstanz zu bringen und dadurch den direkten Beweis zu liefern, daß die verschiedenen Azotobakterarten ineinander übergeführt werden können.

Im Verfolg dieser Idee wurde ein Agarnährboden mit 1·5% Glukose und den Nährsalzen der Nährlösung I in größerer Menge bereitet, auf mehrere kleinere Kolben verteilt und zu diesen Kolben verschiedene Zusatzstoffe (Karbonate des Kalziums und Magnesiums, Natriumsilikat, Eisenhydroxyd und die Hydrosole von $Al(OH)_3$ und $Si(OH)_4$ in verschiedenen Mengen und Kombinationen hinzugesetzt. Die so bereiteten Nährböden wurden alsdann in Probiergläser und Petrischalen verteilt und mit verschiedenem Material beimpft. Als Impfmaterial dienten: die Stammkultur der weißen Abart, Reinzuchten der beiden Abarten auf Agarnährböden und in Nährlösungen, schließlich die in verschiedenen Nährlösungen erhaltenen und für andere Azotobakterarten charakteristischen Wuchs- und Habitusformen des Krakauer *A. chroococcum.* Die auf diesen Nährböden erhaltenen Kulturen wurden nach 8 bis 10 Tagen auf denselben oder auf einen anderen, gleichsinnig wirkenden Nährboden übergeimpft. Leider mußten diese Versuche, anderer Arbeiten wegen, nach zwei Überimpfungen unterbrochen werden; zwar wurden sie später nach Erhalt der mir von Prof. Löhnis freundlichst zugesandten Kulturen wieder aufgenommen, konnten aber aus gleichem Grunde nicht weitergeführt werden.

Die wenigen bei diesen Versuchen gesammelten Beobachtungen und Erfahrungen gebe ich im nachstehenden mit dem Vorbehalt wieder, daß dieselben noch durch weitere Versuche übergeprüft und bestätigt werden müssen.

1). Die Mikro- oder Regenerationsformen des *A. chroococcum* entwickeln sich in Nährflüssigkeiten zuerst zu normalen Formen und gehen dann in die gleichen Habitus- bezw. Involutionsformen über, welche den Stammkulturen in denselben Nährflüssigkeiten eigen waren.

2). Auf Agarnährböden schlagen sowohl die Mikroformen als auch die verschiedenen Wuchs- und Habitusformen schon in der ersten Generation auf die ursprüngliche normale Form wieder zurück, insoweit die verwendeten Zusatzstoffe nicht direkt schädlich wirken. Ist das letztere der Fall, dann entwickeln sich die für die betreffenden Stoffe charakteristischen Degenerationsformen.

3). Die weiße Abart des *A. chroococcum*, mit welcher noch am längsten experimentiert wurde, zeigte im großen und ganzen Konstanz der ihr zukommenden Eigenschaften; vereinzelt traten aber, schon von der dritten Generation an, Erscheinungen auf, welche auf eine Tendenz zum Rückschlage in die ursprüngliche Form schließen ließen. Es erschienen nämlich auf Agarnährböden mit solchen Zusätzen, welche wie Eisenhydroxyd und Kalziumkarbonat die Anhäufung des schwarzbraunen Pigments begünstigten, schon frühzeitig auf dem rein weißen Belage kleinere and größere Flecke, die sich braun verfärbten und mit der Zeit dunkelbraun wurden; die Erscheinung trat jedoch nicht in allen gleichzeitig angestellten Kulturen auf, sondern blieb auf einzelne Kulturen, und in diesen auf einzelne Stellen des Belags beschränkt.

4). Durch sämtliche Stoffe, welche die Gallertkapselnbildung und die Fruktifikation begünstigen, konnten sowohl für die weiße Abart des *A. chroococcum* als auch für *A. vinelandii* die gleichen Erscheinungen sowohl auf Agarnährböden als insbesondere in Nährlösungen hervorgerufen werden. Diese beiden Formen, welche gewöhnlich keine Dauersporen bilden, kann man durch Zusatzstoffe dieser Art verhältnismäßig leicht dazu bringen, daß ihre Kokkusformen sich mit derben Membranen umhüllen und so zu Dauersporen werden; letztere stimmen in ihrer Struktur und sonstigen Beschaffenheit mit den Dauersporen des gewöhnlichen *A. chroococcum* in allen wesentlichen Punkten überein.

5). Aus einer involutiven Kultur, in welcher auch Mikroazotobakterformen sich entwickelt haben, wurde beim Überimpfen auf Agarnährboden eine Form erhalten, welche gelbliche, sich weiter nicht verfärbende Kolonieenbeläge lieferte und habituell mit den

als *A. Beijerinckii* bezeichneten Formen übereinstimmte. Leider ist diese Kultur durch zufällige Verunreinigungen verloren gegangen, weshalb sie auf ihre Beständigkeit nicht weiter geprüft werden konnte.

Aus allen diesen Beobachtungen und Tatsachen kann zuerst mit großer Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß der beim *Azotobacter* unter ungünstigen Lebensverhältnissen fast regelmäßig auftretende Regenerationsprozeß eine der Hauptursachen ist, welche die Entstehung neuer Formen, bezw. Varietäten von gewisser Konstanz bedingt.

Dagegen läßt sich auf Grund dieser Beobachtungen und Tatsachen keine endgültige Antwort auf die Frage geben, ob die in verschiedenen Erdteilen und von verschiedenen Standorten isolierten Azotobakterformen, die in künstlicher Kultur ihre spezifischen Besonderheiten mit einer gewissen Konstanz vererben, als besondere Arten oder als Varietäten und Mutationen einer und derselben Art aufzufassen sind. Zieht man jedoch in Betracht, daß *A. chroococcum* auf dem Wege der Regeneration oder, wenn man will, der spontanen Variation Varietäten bildet, welche wie die weiße Abart dem *A. vinelandii* Lipman und durch diesen dem *A. agile* Beijer. oder, wie die gelbe Abart, dem *A. Beijerinckii* Lipm. sehr ähnlich sind, ihrerseits aber, wie die weiße Abart, auch Neigung zeigen, in die ursprüngliche Form zurückzuschlagen, so wird man auch mit großer Wahrscheinlichkeit schließen dürfen, daß die an verschiedenen Standorten lebenden Azotobakterformen nicht distinkte Arten, sondern vielmehr Varietäten und Rassen einer einzigen sehr variablen und formenreichen Art sind. Eine Ausnahme würde nur die von Löhnis und Westermaier aufgestellte Art: *A. vitreum* bilden, wenn es sich bewahrheiten sollte, daß dieselbe nur Kokkus-, bezw. *Sarcina*formen und keine Stäbchen bildet; dann aber müßte die Frage aufgeworfen werden, ob diese Art überhaupt zur Gattung *Azotobacter* gehört und nicht eine *Sarcina* ist.

Vielleicht würden über diese Fragen Versuche mit Bodenpassagekulturen, wie solche von Bredemann (40) zum Nachweis der Identität der unter verschiedenen Gattungs- und Artennamen beschriebenen Formen des Buttersäurefermentes ausgeführt worden waren, eher zum Ziele geführt haben, als der von mir eingeschlagene Weg; doch hatte ich keine Zeit, solche Versuche in Angriff zu nehmen.

Morphologische Entwicklung und Stickstoffbindung.

Wir haben gesehen, daß *Azotobacter* außer den eigentlichen Nährstoffen, die er zum Aufbau seiner Leibessubstanz verwendet, noch einer Reihe anderer Stoffe bedarf, welche wohl direkt ernährend nicht wirken, da sie durch andere chemisch grundverschiedene Stoffe ersetzt werden können, trotzdem aber für ihn unentbehrlich sind, da er sich nur in deren Gegenwart entwickeln und die eigentlichen Nährstoffe samt dem freien Luftstickstoff zu seiner Ernährung und Propagation heranziehen kann. Als solche Stoffe haben wir aus der Reihe der mineralischen Kristalloide die Karbonate der Alkalien und das Dikaliumphosphat[1]), unter den mineralischen Kolloiden die Silikate der Alkalien und das schwach basische Eisenhydroxyd, aus der Reihe der organischen Substanzen die kolloiden Abbau- und Zersetzungsprodukte der lebendigen organischen Substanz kennen gelernt.

Wir haben weiter gesehen, das alle diese indirekt wirkenden Stoffe die morphologische Entwicklung des *Azotobacter* in einer ganz bestimmten Weise beeinflussen. Während mineralische Stoffe, wenn sie für sich allein wirken, im allgemeinen die vegetative Lebensperiode verkürzen und frühzeitige Reife unter Ausbildung der Kokkusformen mit und ohne Gallerthüllen hervorrufen, wirken die organischen Stoffe gerade in entgegengesetztem Sinne, indem bei Anwesenheit dieser Stoffe anfangs nur vegetative Stäbchenformen zur Entwicklung gelangen und letztere auch in älteren Kulturen zumeist noch vorherrschen oder zum mindesten noch zahlreich vertreten sind. Diese letztere Wirkungsweise scheint jedoch nur den stickstoffhaltigen organischen Kolloiden zuzukommen, denn in rein mineralischen Glukoselösungen, welche außerdem noch Dextrin enthalten, ist von vegetativen Lebensformen schon frühzeitig nichts oder nur sehr wenig zu sehen, und die ganze Vegetation entwickelt sich bis zum Abschluß der Kultur in Form der Kokkuszellen. Andererseits können vegetative Lebensformen auch in Gegenwart von mineralischen Kolloiden (Eisenhydroxyd und Natriumsilikat) ausgebildet werden und vorherrschend sein, wenn letztere Stoffe in Gemengen und in günstigen Konzentrationen zur Verfügung stehen. Es scheint auch, daß Aluminiumverbindungen

[1]) Wahrscheinlich wird Dinatriumphosphat in gleicher Weise wirken.

eine ähnliche Wirkung auf die Gestaltung des *Azotobacter* ausüben wie die stickstoffhaltigen organischen Kolloide; wenigstens habe ich in Kulturen, die neben anderen mineralischen Zusatzstoffen auch Aluminiumverbindungen erhielten, das Auftreten der vegetativen Lebensformen beobachtet, während eben solche Kulturen ohne Aluminiumverbindungen nur Kokkusformen entwickelten.

Fragt man nun, ob zwischen den morphologischen Entwicklungsformen und der physiologischen Funktion der Azotobakterzellen irgend welche Beziehungen bestehen, so muß diese Frage unbedingt bejaht werden. Schon die mikroskopische Beobachtung lehrt uns, daß vegetative Stäbchen nur aus Plasmasubstanz und den Zellkernen oder deren Abkömmlingen, den Chromidien, bezw. der diffus verteilten Kernsubstanz bestehen, andere Einschlüsse aber normal nicht enthalten; dagegen tritt in den fruktifikativen Kokkuszellen neben Plasma und Kernsubstanz stets Glykogen in größeren oder geringeren Mengen auf. Je ungünstiger die Bedingungen für die vegetative Propagation sind, desto früher verschwinden die vegetativen Lebensformen, deren Stelle dann die fruktifikativen Kokken einnehmen. Letztere sind aber nur in dem Sinne fruktifikativ, als sie sich direkt in Dauerformen und Sporen umwandeln können, sonst können sie sich ebenso, wie die vegetativen Stäbchen, durch Wachstum vergrößern und durch Teilungen vermehren; tatsächlich wachsen sie auch und vermehren sich reichlich, wenn es die äußeren Lebensbedingungen gestatten. Die Bedingungen, unter welchen eine reichliche Vermehrung der Kokkuszellen stattfindet, sind jedoch grundverschieden von denen, welche die vegetative Propagation der Stäbchenformen veranlassen. In Kulturen, welche dieser letzteren Propagation günstig sind, erscheinen Kokkusformen erst beim Abschluß der Vegetation, wenn die dargebotene Glukose nahezu erschöpft ist; sie enthalten alsdann neben wenig Plasma vorwiegend Kernsubstanz, vermehren sich nur durch kurze Zeit, speichern wohl auch Glykogen auf und gehen bald in Sporen über. Ganz anders verläuft ihre Entwicklung in solchen Nährlösungen, welche der Propagation von vegetativen Stäbchenformen ungünstig sind. In solchen Nährlösungen kommen vegetative Stäbchen entweder gar nicht zur Entwicklung oder sie gehen bald in Kokken über. Glukose (oder eine andere Energiequelle) ist alsdann noch reichlich vorhanden und sie wird von den Kokken als Nahrung wohl aufgenommen, aber nur zum geringsten Teil zum Aufbau des

Protoplasten verarbeitet, zumeist aber in Form von Glykogen in den Zellen aufgespeichert oder, wenn Gallerthüllen ausgebildet werden, zu deren Aufbau verwendet. Die Folge davon ist, daß Kokken, welche sich unter solchen Bedingungen entwickeln und vermehren, sehr reich an Glykogen sind, dafür aber nur wenig Plasma und wenig Kernsubstanz enthalten. Je länger diese Art der Vermehrung andauert, desto mehr verarmen die Zellen an Plasma und Kernsubstanz und desto reichlicher wird in ihnen Glykogen aufgespeichert. Zuletzt kann ein Zustand eintreten, wo das Plasma ganz verbraucht oder bis auf so geringe Mengen aufgezehrt wird, daß dasselbe für normale Lebensfunktionen der Zelle nicht ausreicht, wodann die Zellen degenerieren und absterben.

Selbstverständlich sind zwischen diesen beiden Extremen: der normalen Entwicklung von fruktifikativen Kokkusformen und der Degeneration derselben durch Erschöpfung alle möglichen Übergänge und Abstufungen vorhanden je nach der Zusammensetzung des Nährmediums und je nach der Art und disponiblen Menge von solchen Stoffen, welche für die normale Entwicklung und für die Bindung des Luftstickstoffs unentbehrlich sind. Es ist demnach wohl denkbar, daß unter bestimmten Lebensverhältnissen *Azotobacter* sich durch zahlreiche Generationen in Kokkusform fortpflanzen und dabei die disponible Glukose ganz verbrauchen kann, ohne der Degeneration anheimzufallen. Einen solchen Fall haben wir bei den Versuchen X—XII mit Agarnährlösungen, welche bloß Natriumsilikat als Zusatz erhielten, kennen gelernt; dort war die Entwicklung nicht nur normal, sondern auch sehr üppig und führte zur reichlichen Kahmhautbildung und zum vollständigen Verbrauch der Glukose, trotzdem aber nur mit einer sehr schwachen Stickstoffbindung verbunden.

Es besteht demnach ein inniger Zusammenhang zwischen der morphologischen Gestaltung der Azotobakterzellen einerseits und der physiologischen Tätigkeit derselben anderseits, namentlich aber derjenigen Tätigkeit, welche die Bindung und Assimilation des freien Luftstickstoffs betrifft. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß *Azotobacter* in allen seinen Entwicklungsstadien und in allen Lebensformen die Fähigkeit besitzt, den atmosphärischen Stickstoff zu binden und für seine Ernährung zu verwerten; er kann aber diese Nährquelle nur im jugendlichen Zustande seiner Zellen und in der vegetativen Lebensperiode voll oder wenigstens hinreichend

ausgiebig ausnützen; im reiferen Alter, d. h. im Fruktifikationsstadium ist sein Stickstoffbindungsvermögen schon geschwächt.

Die Ausbildung der vegetativen Lebensformen hängt jedoch, wie wir gesehen haben, von der Anwesenheit gewisser Stoffe ab, unter welchen kolloide Substanzen, namentlich stickstoffhaltige organische Kolloide und Eisenhydroxyd die Hauptrolle spielen. Sind nur wenige dieser Stoffe im Nährmedium enthalten, dann hört die vegetative Vermehrung bald auf, und es entwickeln sich weiterhin nur fruktifikative Formen, welche die für die Stickstoffbindung in Betracht kommenden Kraftquellen dieser Stoffe und die potentielle Energie der disponiblen Kohlenstoffnahrung zur Erhaltung des Lebens und zur Propagation noch ausnützen. Sind dagegen diese Stoffe in genügender Menge vorhanden und fehlt es auch nicht an geeigneter Kohlenstoffnahrung, dann geht die vegetative Propagation und mit ihr auch die Stickstoffbindung von Anfang an sehr energisch von statten und erreicht ihr Ende erst mit Erschöpfung der disponiblen Energiequelle, wohl auch der sonstigen Nährstoffe, wodann erst die Vegetation mit der Ausbildung der fruktifikativen Formen und der Sporenbildung ihren Abschluß findet.

Alkalibildung und Fluoreszenz.

Beijerinck (I, 1 und 12) behauptet, daß seine beiden *Azotobacter*arten: *A. chroococcum* und *A. agile* Alkalibildner sind, d. h. die Alkalität des Nährmediums, in dem sie sich entwickeln, vermehren oder vielleicht auch verursachen. Von *A. agile* gibt er an, daß diese Art auf geeigneten Nährböden Fluoreszenz unter Bildung eines grünlichgelben oder violetten Farbstoffs erzeugt (I, 1, S. 580 und 12, S. 42). Fluoreszenzerscheinungen wurden auch von anderen Forschern sowohl bei *A. agile* als auch bei *A. vinelandii* öfters beobachtet.

Was zuerst Alkalibildung durch *A. chroococcum* anbelangt, so habe ich die Frage nicht näher untersucht, ob diese Art aus den ihr dargebotenen Verbindungen Hydroxyl abspaltet und so die basische Reaktion, bezw. die Alkalität des Nährbodens vermehrt. Tatsächlich kommt sie in alkalisch reagierenden Nährböden am besten fort, gibt sich aber auch mit neutralen Nährböden zufrieden, während saure Reaktion ihre Entwicklung behindert. *A. vinelandii* scheint in dieser Beziehung nicht so anspruchsvoll zu sein, denn

er kommt nicht nur in alkalischen sondern auch in neutralen und schwach sauren Nährböden verhältnismäßig gut fort.

Dagegen ist die Erscheinung der Fluoreszenz, wenigstens bei den von mir untersuchten Arten, an die Gegenwart von Alkalien oder alkalischen Erden im Nährboden gebunden und es hängt der Grad der Fluoreszenz und die Art des dabei produzierten Farbstoffes von der Menge der letzteren ab. Diesbezüglich verweise ich auf die in Versuch XII beschriebenen Erscheinungen, wo in reiner Agarnährlösung keine Fluoreszenz, bei Zusatz von 25 mg Natriumsilikat oder der äquivalenten Mengen Kaliumsilikat und Natriumkarbonat eine rein hellgrüne, bei Verdoppelung dieser Dosis eine grünlichgelbe und in Gegenwart von Ferrihydroxyd eine violette, später in hellkastanienbraune umschlagende Verfärbung der Agarnährlösung eintrat. Dasselbe wurde auch in Versuch XV und in allen anderen mit *A. vinelandii* angestellten Versuchen beobachtet: überall, wo kohlensaure Salze der Alkalien und alkalischen Erden oder Natriumsilikat u. dgl. zugesetzt wurden, trat auch alsbald Farbenwechsel der Nährlösungen und Fluoreszenz auf; wo keine Alkalien oder nur in Spuren zugegen waren, ist auch Fluoreszenz ausgeblieben.

Die Tatsache, daß Fluoreszenz nur bei Anwesenheit von hinreichenden Mengen der Alkalien und alkalischen Erden in Erscheinung tritt, wurde noch überzeugender durch Versuche auf Agarnährböden festgestellt. Es wurden zu diesen Versuchen die auf S. 931 beschriebenen Agarnährböden verwendet, welche bald nur reine mineralische Glukosenährlösung, bald solche mit Zusätzen von $Al(OH)_3$, $Fe(OH)_3$, $Si(OH)_4$ mit und ohne Kalziumkarbonat und Natriumsilikat erhielten. Zum Vergleich sind auch Agarnährböden, welche mit dem hiesigen kalkreichen Leitungswasser hergestellt waren, herangezogen worden. Die Versuche mit diesen Agarnährböden wurden teils in Probiergläsern, teils in Petrischalen ausgeführt und mit den beiden Abarten des Krakauer *A. chroococcum* und mit *A. vinelandii* geimpft. Es zeigte sich, daß in allen Kulturen, welche kein Kalziumkarbonat oder Natriumsilikat erhielten, ohne Rücksicht auf das Impfmaterial keine Fluoreszenz auftrat; sie blieb aber aus auch in denjenigen mit Kalziumkarbonat oder Natriumsilikat versetzten Kulturen, welche mit der gewöhnlichen schwarzen Form des *A. chroococcum* geimpft waren; in den übrigen Kulturen dieser letzteren Kategorie war sie sehr stark ausgeprägt in den

mit *A. vinelandii*, sehr schwach oder ganz fehlend in den mit der weißen Form des *A. chroococcum* geimpften Kulturen. In den zuletzt genannten Kulturen trat sie nur dann auf, wenn größere Alkaligaben verwendet wurden; aber auch dann verbreitete sie sich nicht im ganzen Nährboden, wie bei *A. vinelandii*, sondern war nur auf die Impfstriche als grünlich oder auch regenbogenartig schillernder Streifen beschränkt.

Daß die weiße Abart des *A. chroococcum* in Gegenwart von Alkalien Fluoreszenzerscheinungen zeigt, ist ein weiterer Beweis für die engen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den verschiedenen Azotobaktertypen. Überhaupt war das Studium dieser neuen Form in vielfacher Beziehung sehr instruktiv, da dieselbe morphologisch mit der gewöhnlichen Form des *A. chroococcum* genau übereinstimmt, physiologisch aber sich dem Typus des *A. vinelandii*, bezw. *A. agile* nähert.

Pigmentbildung.

Wie alle übrigen morphologischen und physiologischen Merkmale ist auch die Bildung und Anhäufung des braunen Pigments in den Sporenmembranen von *A. chroococcum* sehr variabel und von äußeren Einflüssen abhängig. Schon die aus verschiedenen Standorten isolierten Stämme weisen in dieser Beziehung große Verschiedenheiten auf: beim Krakauer Stamm ist das Pigment dunkelbraun bis schwarzbraun, bei dem Originalstamm Beijerinck's rotbraun; bei den anderen Stämmen kommen alle Übergänge von schwach lichtbrauner, ja sogar gelber, bis zu gesättigt brauner Farbe vor. Aber selbst bei einem und demselben Stamm kann die Farbe in weiten Grenzen bis zum völligen Verlust derselben variieren, worüber Angaben in den schon zitierten Abhandlungen von Beijerinck, Löhnis und Westermaier, Omielański und Sewerowa sowie anderer Autoren enthalten sind.

Über die Ursachen, welche die verschiedenen Nuancierungen im Farbenton bewirken, und über die Bedingungen, welche auf die Bildung und Anhäufung des Pigments von Einfluß sind, wurden namentlich von Omielański und Sewerowa (I, 19) eingehendere Studieen angestellt. Die genannten Autoren kamen auf Grund ihrer Versuche zu dem Ergebnis, daß auf Glukoseagar insbesondere Kalziumkarbonat in Form von geschlemmter Kreide, dann auch

Dextrin die Pigmentproduktion befördert, während dieser Einfluß für Mannitagar nicht konstatiert werden konnte; auch das Alter des zur Impfung verwendeten Materials scheint eine Rolle bei der Pigmentbildung zu spielen. Das Hauptergebnis ihrer Versuche gipfelt jedoch in dem Satze, daß ausgiebiger Luftzutritt eine *conditio sine qua non* der Pigmentproduktion ist.

Neuerdings hat auch ein amerikanischer Forscher, Walter G. Sacket (41) bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Ursachen der in kalifornischen Böden auftretenden Salpeterkalamität die Wirkungen von Nitraten und Nitriten auf die Pigmentproduktion geprüft und kam zu dem Ergebnis, daß namentlich erstere bei gewissen Konzentrationen (0·05—0·08%) die Bildung des braunen Pigments begünstigen.

Ich kann zu diesen Befunden noch hinzufügen, daß auch Magnesiumkarbonat und die Karbonate der Alkalien, dann Natrium- und Kaliumsilikat, Manganhydroxyd und insbesondere Ferrihydroxyd auf die Pigmentproduktion fördernd wirken. Im allgemeinen kann auch gesagt werden, daß der fördernde Einfluß sämtlicher dieser Stoffe mit der Konzentration derselben steigt, vorausgesetzt, daß bei diesen Konzentrationen eine Azotobakter-Entwicklung überhaupt noch stattfindet.

Der Farbenton des Pigments wird unter anderem auch durch die Anwesenheit anderer, namentlich sauer reagierender Stoffe bedingt. Sät man z. B. die Krakauer Form des *A. chroococcum* mit *Penicillium* oder einem anderen säurebildenden Schimmelpilz aus, so schlägt das intensiv schwarzbraune Pigment dieses Stammes in helles Rotbraun über und hält sich selbst nach Monaten in diesem Farbenton unverändert weiter.

Daß ungehinderter Luft-, bezw. Sauerstoffzutritt eine Hauptbedingung der Pigmentproduktion ist, kann ich auf Grund meiner eigenen Beobachtungen und Versuche vollauf bestätigen. In Nährlösungen vollzieht sich die Pigmentbildung nur in den an der Oberfläche sich ansammelnden Vegetationen; auf Agarnährböden nur an der Oberfläche der Kolonieenbeläge. Sind die Beläge zufolge üppigen Wachstums sehr dick, so verfärben sich nur die äußersten Schichten des Belags, die darunter liegenden bleiben ungefärbt und nehmen braune Farbe erst dann an, wenn mit der fortschreitenden Austrocknung der Kolonieen Sauerstoff auch zu [illegible] Schichten gelangen kann.

Die Pigmentbildung vollzieht sich übrigens unter der oxydierenden Wirkung des Sauerstoffs ganz unabhängig von den eigentlichen Lebensfunktionen der Zellen, denn sie tritt auch an degenerierten und abgestorbenen Zellen zum Vorschein. Folgender Versuch scheint mir in dieser Beziehung ausschlaggebend zu sein. Impft man einen Agarnährboden, welcher außer Glukose und den nötigen Nährsalzen nur Hydrosol des Ferrihydroxyds in größeren Mengen enthält, so findet zwar eine reichliche Entwicklung auf diesem Nährboden statt, aber die entstandenen Zellen verfallen alsbald einer weitgehenden Involution und die gebildeten Sporen füllen sich ganz mit fettartigen Degenerationsprodukten der Plasma- und Kernsubstanz aus. Es ist einleuchtend, daß solche Sporen tot sein müssen und daß ihr Zellinhalt an der Pigmentproduktion nicht teilnehmen kann. Trotzdem geht die Pigmentanhäufung in den Sporenmembranen — denn nur in diesen häuft sich das Pigment an, wie im Kapitel über Morphologie näher auseinandergesetzt wurde, — ungestört und mit solcher Intensität weiter vor sich, daß schon nach wenigen Tagen der ganze Kolonieenbelag eine gleichmäßige intensiv schwarze Kruste darstellt.

Daraus kann aber geschlossen werden, daß das Material zur Pigmenterzeugung in die Sporenmembranen gleichzeitig mit deren Ausbildung von der noch lebenden Zelle ausgeschieden wird und erst später ganz unabhängig davon, ob die Zelle am Leben erhalten bleibt oder abstirbt, sich unter dem oxydierenden Einfluß des Sauerstoffs in das braune Pigment verwandelt. Diese Anschauung erhält eine gewisse Stütze auch in denjenigen Erscheinungen, welche bei der Reife der weißen Abart des *A. chroococcum* zutage treten. Die Kolonieenbeläge dieser Abart sind im Jugendalter rein weiß und behalten diese Farbe, so lange noch Leben und Vermehrung in den Kolonieen andauern; erst nach Abschluß der Vegetation und mit dem Austrocknen der Beläge fangen dieselben an sich zu verfärben und nehmen schließlich schwach lichtbraune Färbung an. Augenscheinlich werden die Stoffe, welche das braune Pigment liefern, von dieser Abart nur in sehr geringer Menge in die Membranen ausgeschieden, weshalb auch die Verfärbung nur schwach ist. Andere physiologisch noch mehr differenzierte Abarten oder Arten, wie *A. agile* und *A. vinelandii* werden wohl keine der Oxydation anheimfallenden Stoffe produzieren und in die Membranen ausscheiden, weshalb bei ihnen die Pigmentproduktion ganz ausbleibt.

Die Schichtung und Streifung der Azotobacter-Kolonieen.

Es ist bekannt, daß ältere ausgewachsene Kolonieen des *A. chroococcum* auf Agarnährböden konzentrische Schichtung, daneben auch radiäre Streifung zeigen. Die Schichten sind regelmäßig konzentrisch angeordnet, dagegen verlaufen die radiären Streifen nicht immer genau in der Richtung des Radius und sind oft, namentlich gegen die Peripherie zu, gabelig verzweigt.

Die Art und Weise, wie diese Schichten und Streifen zustande kommen, hat Krzemieniewski (I, 14, S. 938 ff.) zu erklären versucht. Nach diesem Forscher ist die Ursache der Schichtung und Streifung darin zu sehen, daß die ältesten, die Mitte der Kolonie einnehmenden Zellen sich mit dicken Schleimhüllen (Gallertkapseln) umhüllen, dadurch ihr Volumen bedeutend vergrößern und über die jüngeren und allerjüngsten Generationen gegen die Peripherie geschoben werden, wobei sie in radiär verlaufende Gruppen gespalten, bezw. zerteilt werden. Die Verschiebung der Gallertkapselnkolonieen gegen die Peripherie bewirkt die konzentrische Schichtung, die Trennung in Gruppen die radiäre Streifung der ganzen Kolonie.

Diese Erklärung Krzemieniewski's leidet aber an mehreren Übelständen. Zuerst setzt sie voraus, daß ältere, d. h. sporulierende Azotobakterzellen sich stets mit Gallertkapseln umhüllen, was aber nicht Regel ist, sondern vielmehr, namentlich auf Agarnährboden, eine Ausnahme bildet, wie ich im morphologischen Teil dieser Arbeit gezeigt habe; übrigens gibt auch Krzemieniewski zu, daß namentlich auf Glukoseagar Gallertkapseln nur in seltensten Fällen an der Peripherie der Kolonieen angetroffen werden. Zweitens ist schwer einzusehen, weshalb mit der Ausbildung der Gallerthüllen eine Verschiebung derselben bis gegen die Peripherie stattfinden sollte; dazu wäre jedenfalls eine motorische Kraft nötig, die durch bloße Volumvergrößerung wohl nicht geliefert werden könnte. Drittens müßte alsdann das Zentrum der Kolonie der jüngste und durch fortwährende Teilungen sich stets verjüngende Teil der Kolonie sein, um als Schieber auf die älteren ausgewachsenen und in Gallertkapseln eingehüllten Zellen zu wirken; tatsächlich aber ist das Zentrum der älteste Teil der Kolonie, in welchem Wachstum und Teilungen zuerst aufhören, während dieselben an der Peripherie noch lange fortdauern und zur Vergrößerung der Kolonie beitragen.

In Wirklichkeit hat die Schichtung und Streifung der Kolonieen mit der Gallerthüllenbildung nichts zu schaffen, da beide Phänomene auch in solchen Kolonieen auftreten, in welchen bei genauester mikroskopischer Durchmusterung keine einzige Zelle mit Gallertkapsel zu finden ist. Beide Phänomene haben auch ihre besonderen Ursachen.

Um die Entstehungsweise der Schichtung zu verstehen, müssen wir uns vergegenwärtigen, wie eine Azotobakter-Kolonie entsteht und heranwächst. Nehmen wir den einfachsten Fall an, daß eine Kolonie aus einem einzigen oder aus nur wenigen Keimen ihren Anfang nimmt. Diese Keime vermehren sich durch Teilungen und die aus den Teilungen hervorgegangenen Zellen bilden an der Peripherie eine einfache Grenzschicht, während sie gegen die Mitte über- und aufeinander zu liegen kommen. Dieses Spiel wiederholt sich durch ungezählte Generationen immer in der gleichen Weise so, daß wir in älteren Kolonieen an der Peripherie stets nur eine einzige Zellschicht, gegen die Mitte immer zahlreichere aufeinander lagernde Zellschichten finden. So lange die Zellen noch jung und wenig differenziert sind, erscheint die ganze Kolonie durchaus homogen; von einer Schichtung ist nichts zu sehen. Nun beginnt die Differenzierung, und zwar zuerst in der Mitte, als dem ältesten Teil der Kolonie. Die hier lagernden Zellen zerfallen durch Teilungen in immer kürzere Glieder und wandeln sich schließlich unter gleichzeitiger Verschleimung der Mutterzellmembranen in Kokken um; bald darauf findet auch Pigmentproduktion in den inzwischen ausgeschiedenen und verdickten Sporenmembranen statt. Betrachtet man jetzt eine solche Kolonie durch die Lupe oder auch unter dem Mikroskop, so muß das Zentrum der Kolonie, wo die Zellen am dichtesten aufeinander lagern und in ihrer Evolution am meisten fortgeschritten sind, vielleicht schon zu reifen Sporen sich umgewandelt haben, ein anderes Lichtbrechungsvermögen zeigen und anders aussehen als die jüngeren und allerjüngsten peripherischen Teile der Kolonie. Dieser mittlere Teil hebt sich dann als eine besondere konzentrische Schicht von dem peripherischen Teil der Kolonie ab. Nun wächst aber die Kolonie weiter, indem die jüngeren, an der Peripherie gelegenen Zellen sich durch fortgesetzte Teilungen weiter vermehren; inzwischen greift die Differenzierung auf denjenigen Teil der Kolonie über, welcher noch vor wenigen Stunden der allerjüngste war, und es entsteht eine neue

konzentrische Schicht, die an die erste unmittelbar anschließt. Das Spiel wiederholt sich, so lange Wachstum und Vermehrung an der Peripherie andauern: es reihen sich immer neue Schichten an die älteren, gegen die Mitte gelegenen an.

Die radiäre Streifung der Kolonieen hat aber eine andere Ursache. Zuerst ist zu bemerken, daß junge Kolonieen wohl konzentrisch geschichtet, aber noch nicht gestreift sind; die Streifung tritt erst in älteren Kolonieen auf. Betrachtet man eine ältere und flach ausgebreitete Kolonie bei stärkeren Vergrößerungen unter dem Mikroskop, so findet man, daß an den Stellen, wo radiäre Streifen auftreten, in der Tiefe der Kolonie sich Spalten vorfinden, die mit Gasblasen erfüllt sind. Nun wissen wir, daß Azotobakterkulturen sehr energisch atmen und große Mengen Kohlendioxyd ausscheiden. Dieses Gas sammelt sich am Grunde der Kolonie, da es durch die dicke, zähschleimige Masse nicht leicht hindurchdiffundieren kann, in Form von Gasblasen an, welche mit dem wachsenden Druck nach oben in die Kolonie eindringen und in derselben in der Richtung des geringsten Widerstandes, d. h. in der Richtung des Radius sich verbreiten. Nimmt der Druck noch weiter zu, was dann eintrifft, wenn von der Tiefe der Kolonie immer neues Gas zuströmt, so kann die Kolonie bis zur Oberfläche durch Gasblasen gespalten werden und stellenweise auseinander reißen, was tatsächlich zuweilen an alten, stark ausgewachsenen Kolonieen beobachtet wird.

Daß das in den Spalten angesammelte Gas Kohlendioxyd ist, halte ich nach allem, was wir über *Azotobacter* wissen, für das einzig Mögliche; bemerken muß ich jedoch, daß ich das Gas nicht untersucht und auch chemisch als CO_2 nicht bestimmt habe.

IX. Schlußbetrachtungen und Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse.

Vorstehende Untersuchungen zeigen, daß *Azotobacter* zu den interessantesten und merkwürdigsten Bakterien gehört, die das Auge des Forschers unter den vielen interessanten und merkwürdigen Formen dieser allerkleinsten Lebewelt entdeckt hat. Er ist es sowohl in morphologischer als auch in physiologischer und biologischer Beziehung.

Vom morphologischen Standpunkte betrachtet, ist *Azoto-*

bacter vor allem eine echte Bakterie oder richtiger gesagt, ein echter Schizomycet, denn er hat mit den anderen Schizomyceten die gleichen Formen und den gleichen Entwicklungsgang gemein. Trotzdem nimmt er in der ganzen Ordnung der Schizomyceten eine besondere Stelle ein, denn er läßt sich in keine der zur Zeit bestehenden systematischen Gruppen dieser Ordnung gut einreihen.

Er kann nicht unter die Coccaceen gestellt werden, wie dies von Hugo Fischer (I, 2) getan wurde, weil er im normalen Entwicklungsgange den größten und wichtigsten Teil seines Lebens als Stäbchen *(Bacterium)* verbringt; er kann auch nicht unter den Bacteriaceen untergebracht werden, mit denen er im ersten Lebensstadium die meisten morphologischen Merkmale teilt, da er in seinem zweiten Lebensstadium als Kugelbakterie erscheint und als solche die Charaktere der Gattungen *Streptococcus* und *Micrococcus* in sich vereinigt. Aus diesem Grunde könnte er wohl als Stammvater dieser beiden Gruppen, die sich im Laufe der Zeiten aus ihm herausdifferenziert haben, betrachtet werden.

Diese Anschauung hat um so mehr Berechtigung, als *Azotobacter* auch zu den übrigen Gattungen dieser beiden Familien in sehr nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu stehen scheint. So wächst er, — freilich nur unter anormalen, ungünstigen Lebensbedingungen, — zu langen Fäden nach Art des *Bacillus* aus, die desto mehr an diese Gattung erinnern, als sie sich zu bazillenartigen Geflechten und Knäueln vereinigen können; auch seine Sporenbildung verläuft in analoger Weise, wie bei den nach dieser Richtung hin genauer studierten Repräsentanten dieser Gattung. Andererseits würde er auch der Gattung *Sarcina* sehr nahe kommen, wenn die von Löhnis und Westermaier als *A. vitreum* bezeichnete Form wirklich zu *Azotobacter* gehört, denn die genannten Autoren konnten bei dieser Art keine Stäbchen, sondern nur *Sarcina*formen feststellen — und meine eigenen, allerdings sehr flüchtigen Beobachtungen an *A. vitreum* ließen kaum einen Zweifel darüber zu, daß diese Art, entgegen dem *A. chroococcum* und den übrigen Azotobaktertypen, sich in Nährlösungen ebenso wie eine echte *Sarcina* nach drei Richtungen des Raumes teilt.

Aber auch zu den anderen Sippen der Schizomyceten zeigt *Azotobacter* nähere verwandtschaftliche Beziehungen, wenn man die cytologischen Vorgänge seines Zelllebens mit in Betracht zieht. Er

hat nämlich sowohl individualisierte Zellkerne, wie solche von verschiedenen Forschern für einzelne Arten der Gattung *Bacillus* beschrieben und abgebildet wurden, wobei freilich der strikte Nachweis nicht geliefert wurde, daß es wirkliche Zellkerne sind, die in das Leben der Zelle aktiv eingreifen und an deren Lebensprozessen Anteil nehmen. Er hat aber auch Zustände und Phasen des Zelllebens, wo die Kernsubstanz, wie bei der Gattung *Spirillum*, diffus im Zellplasma verteilt ist, und wieder andere Phasen, wo, wie bei anderen Mikrobionten, die Kernsubstanz in Chromidien sich auflöst.

Diese letztere Eigenschaft bringt *Azotobacter* in nahe Beziehungen zu den Protozoen, bei welchen die Spaltung der Zellkerne in Chromidien eine sehr verbreitete Erscheinung ist, wie dies von R. Hertwig (42) zuerst nachgewiesen und von späteren Forschern auch bestätigt wurde. Die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Protozoen werden jedoch beim *Azotobacter* noch in anderer und prägnanterer Weise dokumentiert. Vergleicht man die sporulierenden Kokken des *A. chroococcum* mit den Zellkernen einer *Amoeba Salteti*, wie solche von Svellengreber (43) beschrieben und abgebildet werden, so würde man erstere für ausgestoßene oder auf irgend eine andere Weise isolierte Zellkerne dieser *Amoeba*art halten, wenn man nicht wüßte, wie und woraus sie entstanden sind. Die Bezeichnung „Nuklearzelle", die ich für sporulierende Azotobakterzellen gewählt habe, findet dadurch ihre Erklärung und ihre Berechtigung.

Daß *Azotobacter* auch den einzelligen Algen der Cyanophyceen und Chlorophyceen nahe steht, beweist schon der Umstand, daß manche Autoren (so neulich noch Lehmann (44)) ihn direkt unter die Cyanophyceen als farblose Alge einreihen wollten. Auf die Analogieen, welche die morphologische Entwicklung des *Azotobacter* mit manchen Gattungen dieser Algengruppen bietet, habe ich bei der Darstellung der Gallertkolonieenbildung unseres Mikroben hingewiesen.

Allein trotz aller dieser verwandtschaftlichen Beziehungen, welche *Azotobacter* mit den Protozoen und den niederen Algen verbinden, ist und bleibt er ein typischer Schizomycet. Zur Zeit kann er zwar in keine der bestehenden Gruppen oder Familieen dieser Ordnung eingereiht werden, vielmehr muß er vorläufig eine besondere Gruppe für sich mit einer einzigen Gattung und vielleicht mit einer einzigen Art bilden. Es ist jedoch nicht zu zweifeln, daß

mit der weiteren Erforschung der Entwicklungsgeschichte und der Morphologie anderer Gattungen und Arten von Bakterien, namentlich aber derjenigen Arten, welche in der alten Gattung *Bacterium* des Cohn'schen Systems Platz fanden und von späteren Systematikern zum Teil ganz willkürlich auf Grund der hypothetischen Arthrosporenbildung oder rein physiologischer Merkmale zersprengt oder ganz ausgemerzt wurden, sich noch andere Repräsentanten dieser Gattung oder selbst andere verwandte Gattungen finden werden.

Der einzige Weg, welcher zu diesem Ziele führen kann, ist und bleibt die lückenlose Erforschung des ganzen morphologischen und cytologischen Entwicklungsganges. Es ist dies ein schwerer und mühsamer Weg, aber er muß betreten werden, wenn man ein natürliches System der Bakterien aufbauen will.

Vom physiologischen Standpunkte aus nimmt *Azotobacter* schon deshalb eine besondere Stelle ein, weil er zu den wenigen Organismen gehört, die sich von dem freien Luftstickstoff ernähren können, und unter diesen wenigen diese Eigenschaft der Stickstoffbindung im höchsten Grade besitzt.

Nach allem, was wir über *Azotobacter* zur Zeit wissen, und nach den Ergebnissen vorliegender Untersuchungen zu urteilen, scheint sein Stickstoffbindungsvermögen ihm angeboren zu sein, da überall dort, wo er sich entwickelt hatte, auch eine Stickstoffzunahme in den betreffenden Lösungen konstatiert werden konnte. Es ist wohl möglich, daß er nur auf diese einzige Stickstoffquelle angewiesen ist und jede andere Stickstoffnahrung in gebundener Form verschmäht; es ist aber ebenso möglich, daß er neben dem atmosphärischen auch gebundenen Stickstoff zu seiner Ernährung verwendet oder wenigstens unter besonderen Umständen, z. B. beim vollständigen Abschluß des atmosphärischen Stickstoffs, verwenden kann. Die von Beijerinck und seinen Nachfolgern angestellten Versuche, nach welchen *Azotobacter* in Gegenwart von Nitraten oder in Fleischbouillon, Milch u. dgl. oder, wie in den vorliegenden Versuchen, bei Zusatz von geringen Mengen Pepton gedeihen und unter Umständen auch namhafte Stickstoffgewinne ergeben kann, sind für die Lösung dieser Frage nicht beweisend, da man nicht weiß, ob der fördernde Einfluß der genannten Stoffe auf die direkte ernährende Wirkung oder auf die indirekten Wirkungen der gebotenen stickstoffhaltigen Verbindungen zurückzuführen ist.

Was wir zur Zeit bestimmt wissen und was auch durch die vorliegenden Untersuchungen bewiesen wurde, ist die Tatsache, daß es neben den Humusstoffen noch eine ganze Reihe von anderen Substanzen gibt, welche die Stickstoffbindungstätigkeit des *Azotobacter* fördernd beeinflussen. Unter diesen Substanzen nehmen die anorganischen und organischen Kolloidsubstanzen die erste Stelle ein; unter den anorganischen Kolloiden haben sich Eisenhydroxyd, unter den organischen die natürlichen Abbauprodukte der lebendigen organischen Substanz am wirksamsten erwiesen; aber auch sie vermögen nur dann *Azotobacter* zu einer ausgiebigeren Stickstoffbindungstätigkeit anzuregen, wenn sie sich in entsprechenden Gemengen vorfinden und mit Karbonaten der Alkalien, bezw. alkalischen Erden oder mit anderen ähnlich wirkenden alkalischen Stoffen vergesellschaftet sind.

Fragt man nun, wie die Kolloide wirken und vermöge welcher Eigenschaften sie im Stickstoffbindungsprozeß des *Azotobacter* eine so wichtige Rolle spielen, so muß in erster Linie an die allen Kolloidlösungen zukommende Eigenschaft einer außerordentlich großen Oberflächenentwicklung und an die dadurch bewirkten Oberflächenspannungen und Oberflächen-Energieen gedacht werden. Daß dabei auch der elektrische Ladungssinn der Kolloidlösungen und die elektrischen und chemischen Energieen, welche dabei frei werden und in Aktion treten können, mit im Spiele sind oder wenigstens sein können, kann schon aus dem Umstande mit großer Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß der fördernde Einfluß der Kolloide nur in alkalischen Lösungen und in Gegenwart bestimmter, keineswegs aber aller alkalischen Verbindungen zur Geltung kommt.

Es wäre aber bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse von den Kolloiden im allgemeinen und von der lebendigen Kolloidsubstanz der Organismen im speziellen eine fruchtlose Arbeit, auf alle die Möglichkeiten einzugehen, welche die Wirkungsweise der anorganischen und organischen Kolloide auf die Stickstoffbindungstätigkeit des *Azotobacter* erklären und unserem Verständnis näher bringen könnten. Ein tieferes Eindringen in diese noch von einem dichten Schleier eingehüllten Erscheinungen und eine richtige Erkenntnis sämtlicher an dem Stickstoffbindungsprozeß beteiligten Kräfte und Energiearten können nur schrittweise und auf experimentellem, streng wissenschaftlichem Wege erlangt werden. Der

Weg aber, welchen die weitere Forschung zu betreten hat, um diese Erkenntnis zu erlangen, ist, wie ich meine, wenigstens in groben Umrissen, durch die vorliegenden Untersuchungen vorgezeichnet worden.

Ich glaube auch, daß ein eingehendes Studium dieser Fragen uns nicht nur über den Chemismus des Stickstoffbindungsprozesses selbst und die sonstigen sich dabei abspielenden Vorgänge und Umsetzungen Aufklärung bringen wird, sondern auch für die Erkenntnis der wahren Natur der lebendigen organischen Kolloidsubstanzen und ihrer physikalisch-chemischen Eigenschaften, welche für das Verständnis der Erscheinungen des Lebens von so hoher Wichtigkeit ist, nutz- und fruchtbringend sein wird.

In biologischer Beziehung ist insbesondere die Erkenntnis wichtig, daß *Azotobacter* unter Bedingungen, welche sein Leben bedrohen, durch Ausbildung besonderer kleinster Lebensformen, der sogen. Regenerationsformen, sein Leben und seine Art zu wahren und zu erhalten vermag. Es scheint, daß dieser Regenerationsprozeß, wenn auch nicht immer, so doch oft mit einer Änderung der konstitutionellen Beschaffenheit der Zellsubstanz verbunden ist und zur Entstehung von neuen Formen und neuen Varietäten Veranlassung gibt.

Im übrigen ist festgestellt worden, daß wenigstens *A. chroococcum* in allen seinen morphologischen und physiologischen Merkmalen außerordentlich variabel ist und unter dem Einfluß wechselnder Lebens- und Ernährungsbedingungen alle diejenigen morphologischen Gestalten und Habitusformen annimmt, welche als typisch für andere Azotobakterarten angesehen werden. Aus derselben Art wurde, wahrscheinlich auf dem Wege der Regeneration und spontanen Variation, eine neue Form erhalten, welche morphologisch mit der Stammform, physiologisch aber mit dem Typus des *A. vinelandii* und *A. agile* übereinstimmte. Aus dieser Tatsache und den anderen Variationserscheinungen darf mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß wir bei den verschiedenen Azotobaktertypen nicht mit distinkten Arten, sondern nur mit Varietäten und Mutationen einer einzigen Art zu tun haben.

Die vorliegenden Untersuchungen sind, wie schon an anderer Stelle (I, 22, S. 513 und I, 23, S. 294) erwähnt wurde, im Agrikulturchemischen Institut der hiesigen Universität ausgeführt worden.

Es ist mir eine angenehme Pflicht und ein Bedürfnis des Herzens, beim Abschluß dieser Arbeit dem Leiter des Instituts, Prof. Dr. Emil Godlewski (senior) für die gewährte Gastfreundschaft und für die wertvollen Ratschläge und Weisungen, die er mir namentlich bei chemischen Arbeiten und Analysen zu Teil werden ließ, an dieser Stelle nochmals meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch dem ersten Assistenten des Instituts, Herrn Dr. Vorbrodt bin ich für die Bereitwilligkeit, mit welcher er meine Arbeiten unterstützte, zu Dank verpflichtet.

Literatur.

(Fortsetzung zum I. Teil der Abhandlung).

36) Pillai N. K., Untersuchungen über den Einfluß der Düngung und anderer Faktoren auf die Tätigkeit der Mikroorganismen des Bodens. Inaug.-Dissert., Leipzig 1908.

37) Pringsheim Hans und Ernst, Über die Verwendung von Agar-Agar als Energiequelle zur Assimilation des Luftstickstoffs. Zentrbl. f. Bakter. u. s. w., Abt. II, Bd. XXVI, 1910.

38) Rösing G., Zusammenfassung der Ergebnisse von Untersuchungen über die Stickstoffsammlung von *Azotobacter chroococcum*. Zentrbl. f. Bakteriol. u. s. w. Abt. II, Bd. XXXIII, 1912.

39) Düggeli M., Der Speziesbegriff bei den Bakterieen. Verhandl. der Schweizer. Naturforsch.-Gesellsch. in Luzern, 1906.

40) Bredemann G., *Bacillus Amylobacter* A. M. et Bredemann in morphologischer, physiologischer und systematischer Beziehung. Zentrbl. f. Bakteriologie u. s. w. Abt. II, Bd. XXIII, 1909.

41) Sacket Walter G., Bakteriologische Untersuchungen über die Stickstoffbindung in gewissen Böden von Colorado. Zentrbl. f. Bakteriol. u. s. w., Abt. II, Bd. XXXIV, 1912.

42) Hertwig Richard, Die Protozoen und die Zelltheorie. Archiv für Protistenkunde, Bd. I, 1902.

43) Svellengrebel N. H., Notiz über eine freilebende Amöbe (*Amoeba Salteti* n. sp.). Archiv für Protistenkunde, Bd. XIX, 1910.

44) Lehmann K. B. und Neumann R. O., Grundriß der Bakteriologie u. s. w. Teil II, Fünfte Auflage, 1912.

O prądach czynnościowych gruczołów potnych i ślinianek. — Recherches sur les courants d'action dans les glandes sudoripares et salivaires.

Mémoire

de MM. ***A. BECK*** et ***L. ZBYSZEWSKI***,

présenté, dans la séance du 1 Juillet 1912, par M. N. Cybulski m. t.

(Planches XLI—XLIII).

Les recherches qui font l'objet de cette Communication ont été entreprises dans le but de déterminer exactement les phases des phénomènes électriques qui se produisent dans les glandes pendant leur activité. Dans cette note, nous relatons les observations que nous avons faites au cours de nos recherches sur les glandes sudoripares et salivaires.

Les premiers travaux qui ont été publiés sur les phénomènes électriques dans les glandes sudoripares sont ceux de MM. Hermann et Luchsinger[1]) et de M. Hermann avec ses élèves[2]). Ces auteurs n'ayant employé dans leurs expériences qu'une boussole, n'ont pu déterminer toutes les phases d'évolution des phénomènes en question. Aux recherches ultérieures bien connues de M. A. D. Waller[3]) on pourrait objecter qu'elles ont été faites sur des animaux après leur décapitation, circonstance qui, comme M. Waller l'a constaté lui-même, a une grande influence sur le caractère et la variabilité des courants d'action dans les glandes.

[1]) L. Hermann et B. Luchsinger. Pflüger's Archiv, Tome 17, p. 310.

[2]) L. Hermann. Pflüger's Archiv, Tome 58, p. 245.

[3]) A. D. Waller. On skin-currents. The Frog's skin. Proc. Roy. Soc., 1901, Vol. 68, p. 480 et On skin-currents. Observation on Cats. Proc. Roy. Soc., Vol. 69, p. 171.

Les courants dans les glandes sudoripares.

Nos recherches ont été faites à l'aide du galvanomètre à corde d'Einthoven. La résistance du fil de quartz argenté était de 6000 Ohms. La sensibilité du galvanomètre que l'on réglait dans chaque expérience variait de $16 . 10^{-10}$ à $8 . 10^{-10}$ Ampères.

Cette première série d'expériences a été faite sur des chats; une seule expérience a été faite sur un chien, mais les résultats obtenus dans ce cas ne présentent aucune particularité remarquable.

Les animaux étaient toujours parfaitement curarisés pour éviter les mouvements musculaires qui pourraient se produire pendant l'excitation des nerfs. Pour favoriser l'excrétion de la sueur, les animaux étaient placés dans des conditions dans lesquelles leur température ne baissait pas. Dans une série d'expériences, les coussinets des doigts des pattes de derrière étaient mis en communication avec les pôles du galvanomètre par l'intermédiaire d'électrodes impolarisables de M. Beck; dans une autre série, une électrode était appliquée sur les coussinets des doigts de l'une des pattes, l'autre se trouvait en un endroit indifférent. Les glandes étaient mises en activité par l'excitation du nerf sciatique à l'aide d'un courant induit, soit par un choc unique, soit par une série d'interruptions du courant.

L'excitation du nerf sciatique par un seul choc d'induction donne une déviation du galvanomètre ainsi que le montrent les figures 1 et 2. La durée de l'excitation latente varie entre 0''·59 et 1''·3, la moyenne est de 0''·78.

Nos recherches confirment les résultats des auteurs mentionnés plus haut. Pendant l'activité des glandes sudoripares, la surface des plantes des doigts devient électronégative, c'est à dire que la direction du courant d'action est ascendante. L'électrogramme obtenu s'élève rapidement, il s'abaisse ensuite; quelquefois il n'atteint même pas la ligne de zéro. La déviation arrive à son maximum après 0·81 jusqu'à 1·15 secondes, quelle que soit sa hauteur; ce fait a pour conséquence que la forme de la déviation dépend de sa hauteur; plus elle est haute, plus la pente de sa branche ascendante est raide (voir les figures 1 et 2).

La hauteur de la déviation dépend en première ligne de l'intensité du courant d'excitation; toutefois les distances qui séparent les déviations maxima des déviations minima sont assez restreintes.

Nous voyons donc que le courant d'action dans la glande, après une seule excitation électrique, n'a qu'une seule direction. Cette observation permet de supposer que, dans la glande active, les processus d'assimilation ne prédominent à aucun moment sur les processus de désassimilation.

Lorsque sur le nerf sciatique on fait agir deux excitations électriques consécutives assez rapprochées, le fil du galvanomètre dévie deux fois; ces déviations se présentent sur l'électrogramme comme superposées.

La durée de la période de l'excitation latente de la deuxième déviation est égale à celle de la première (voir figure 7).

En excitant le nerf sciatique par une série de chocs de courant induit on obtient une déviation du galvanomètre, avec une „période d'excitation latente" de 0''·6 jusqu'à 1''·2; en moyenne 0''·86. La vitesse avec laquelle la déviation augmente dépend dans ce cas également de sa hauteur; indépendamment de la hauteur qui a été atteinte, elle arrive à son maximum presque toujours dans le même laps de temps; ainsi, plus la déviation est haute, plus la pente de la branche ascendante est raide.

De ces observations on peut conclure que les processus physico-chimiques qui ont lieu dans les glandes actives et dont les phénomènes électriques sont une représentation, se développent avec rapidité; d'ailleurs cette vitesse ne dépend pas de l'intensité de l'excitation; seule la hauteur de la déviation dépend de cette intensité; elle croît avec l'intensité de l'excitation; cependant, dans certains cas exceptionnels, une excitation faible peut provoquer une élévation plus haute qu'une excitation forte.

La durée de l'excitation n'exerce aucune influence sur la hauteur de la déviation. Les phénomènes électriques provoqués dans les glandes par une série de chocs de courant induit durent, abstraction faite de quelques différences individuelles, plus longtemps qu'après une seule excitation. De même que pour l'excitation unique, on observe aussi pour l'excitation prolongée que pendant leur activité les glandes deviennent électronégatives.

Les courants d'action dans les glandes salivaires.

Cette série de recherches a été entreprise sur des chiens bien curarisés. La glande sous-maxillaire étant mise à nu, une électrode

impolarisable touchait la glande, une autre un endroit indifférent de la plaie. A l'aide d'un appareil enrégistreur spécial, on notait les gouttes écoulées de salive. On excitait la glande, soit par l'intermédiaire de la corde du tympan, soit par celle du nerf sympathique; on excitait aussi par voie réflexe en insufflant la vapeur d'éther dans le nez de l'animal ou en excitant le bout central du nerf sciatique.

La déviation obtenue après l'excitation de la corde du tympan par un seul choc de courant induit prouve que les courants d'action de la glande ont deux phases (voir la figure 4), la première dans laquelle le courant a une direction ascendante et qui atteint son maximum après 0″·3, et tombe ensuite jusqu'à la ligne de zéro; après 1″·1 à partir de l'origine de la courbe commence la deuxième phase dans la direction opposée (le courant a une direction descendante); la deuxième phase a une durée de 1″ et n'atteint pas la même hauteur que la première. On remarque qu'une telle excitation unique, bien qu'elle ne provoque pas de sécrétion visible, donne lieu cependant à des phénomènes électriques qui prouvent que, dans la glande, les phénomènes cataboliques cèdent la place aux processus d'assimilation. La période d'excitation latente est plus courte que pour les glandes sudoripares, elle varie de 0″·27 à 0″·5; elle est de 0″·35 en moyenne.

Si l'on excite la corde du tympan par une série entière d'interruptions du courant induit, on voit apparaître dans la glande un courant électrique d'une direction ascendante. La durée de la période d'excitation latente varie de 0″·6 à 1″. La forme de la déviation n'est pas toujours la même, cette forme dépend vraisemblablement de la nature même de la glande, elle s'élève, tantôt brusquement (voir la figure 5), tantôt lentement.

L'analyse des électrogrammes obtenus après l'excitation de la corde du tympan conduit à la conclusion qu'entre la durée et la hauteur de la déviation d'une part et l'intensité de la sécrétion d'autre part il existe une relation évidente.

On observe presque toujours que la déviation du galvanomètre finit au moment même où cesse la sécrétion de la salive. Mais il peut arriver que les phénomènes électriques persistent encore après la sécrétion; dans d'autres cas, au contraire, l'élévation de la courbe précède l'écoulement de la première goutte. D'ailleurs il peut y avoir des exceptions à cette règle, ainsi que le montre la figure 11. Sur

celle-ci on remarque à l'origine une élévation positive, la déviation entière est d'une durée plus courte que la sécrétion de la salive. Cela prouve que, simultanément avec les processus de sécrétion, des processus anaboliques ont également lieu dans la glande.

L'excitation au moyen d'un seul choc de courant induit du grand sympathique n'exerce aucun effet sur la sécrétion, ni sur les phénomènes électriques. Mais une série d'excitations produit dans la glande un courant ascendant (voir la figure 6).

La période de l'excitation latente pour ce nerf est plus longue que pour la corde du tympan, elle atteint même 2''·3.

Outre l'excitation de la glande par les nerfs sécrétoires, on a eu recours à des excitations par voie réflexe.

Si dans le nez de l'animal l'on insuffle des vapeurs d'éther, on observe au moyen du galvanomètre que dans la glande apparaissent des courants électriques qui donnent des électrogrammes semblables à ceux que l'on a obtenus après l'excitation de la corde du tympan (voir la figure 8). La période de l'excitation latente ici est fort prolongée parce que le courant d'action traverse les centres réflexes, l'excitation latente varie de 0''·6 à 1''·6.

A cause de la nature même de l'excitation chimique, ces nombres doivent être considérés comme approximatifs.

Si l'on excite le bout central du nerf sciatique à l'aide d'une série de chocs de courant induit, on obtient des électrogrammes analogues aux précédents, avec une excitation latente de 0''·5 à 1''·1 (voir la figure 12). Tous ces électrogrammes obtenus par excitation réflexe montrent, de même que ceux que l'on obtient à l'aide d'autres moyens d'excitation, que dans la glande active apparaissent des courants électriques d'une direction ascendante. Dans un seul cas on a obtenu un électrogramme après excitation réflexe avec des oscillations lentes qui prouvent probablement que dans la glande active les processus alternent, c'est-à-dire qu'aux phénomènes de désassimilation succèdent des processus d'assimilation.

Outre ces excitations par les nerfs périphériques ou à voie réflexe, on a essayé également l'excitation directe des glandes par la pilocarpine. Si dans la veine jugulaire l'on injecte de la pilocarpine, 0·5 milligramme par kilogramme de poids de l'animal, on voit apparaître dans les glandes sudoripares des courants électriques ascendants qui, d'accord avec la manière d'action de la substance chimique, se déroulent très lentement.

En employant l'atropine pour ces expériences on peut écarter l'hypothèse d'après laquelle les courants d'action observés ne seraient pas des courants de sécrétion et proviendraient de la contraction des muscles vasculaires. D'ailleurs l'action annihilante de l'atropine sur les courants électriques dans les glandes a déjà été observée par MM. Bayliss et Bradford[1]). Nos recherches confirment donc les résultats obtenus par ces auteurs; nous avons observé en effet qu'après l'injection de l'atropine la salivation cesse en même temps que les phénomènes électriques dans la glande. En petites doses (0·1 milligramme par kilogramme de poids de l'animal) l'atropine prolonge, tant pour les glandes salivaires que pour les glandes sudoripares, la période de l'excitation latente. Dans quelques expériences on a constaté que, si l'on excite par voie électrique les nerfs sécrétoires après l'injection d'une aussi petite dose d'atropine, des courants descendants apparaissent dans la glande.

On est donc amené à la conclusion que l'atropine provoque une lésion des terminaisons des nerfs sécrétoires et n'a aucune influence sur les terminaisons des nerfs trophiques.

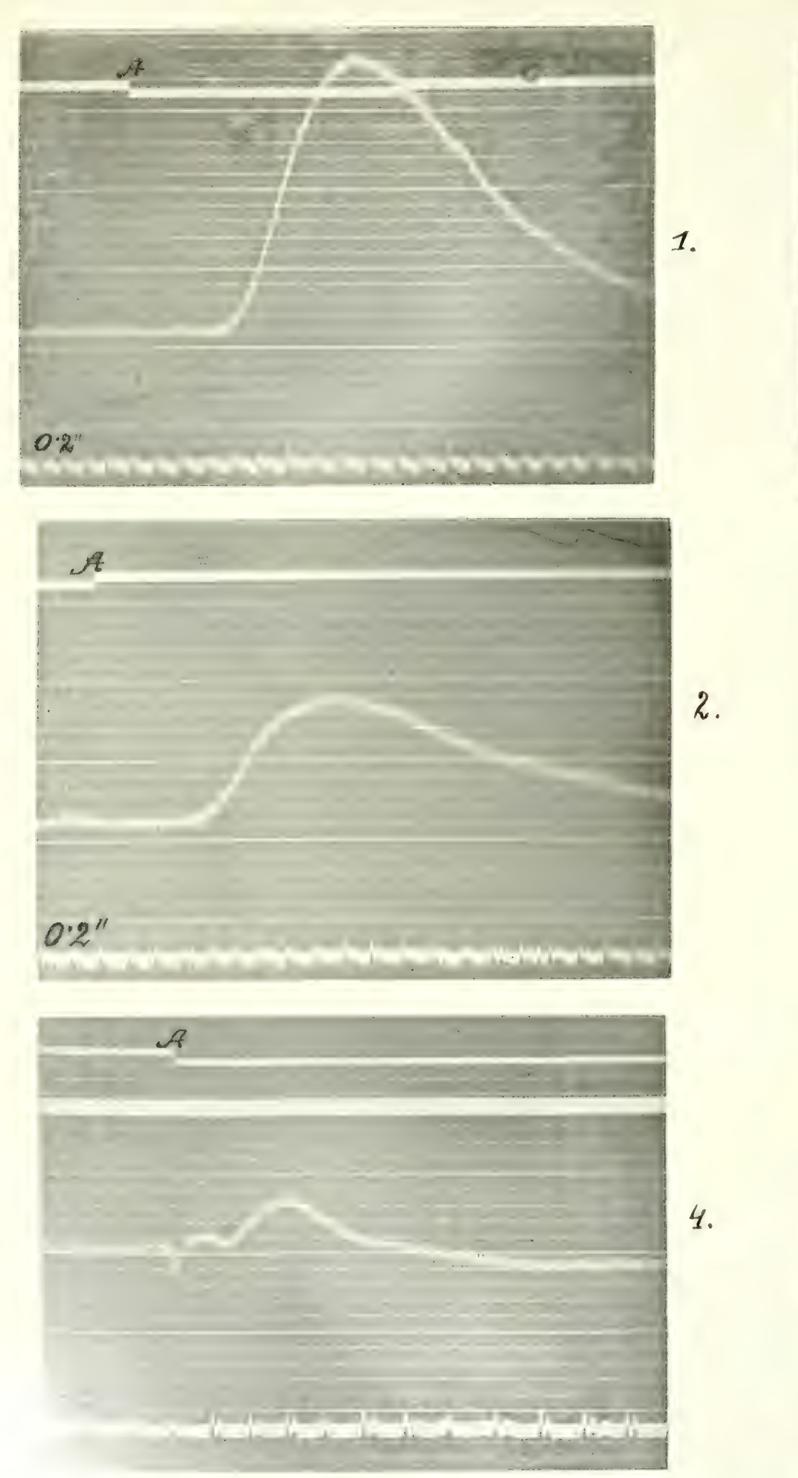
La narcose au chloroforme influence aussi très visiblement les phénomènes électriques; au premier moment surtout, la période de l'excitation latente se prolonge et la hauteur de l'électrogramme diminue (voir les fig. 9 et 13. La fig. 13 a été obtenue avant la narcose, la fig. 9, 2 minutes après le commencement de la narcose, la période de l'excitation latente se prolonge de 1″ à 1″·6).

Si la narcose a duré quelque temps, tous les phénomènes électriques dans les glandes disparaissent.

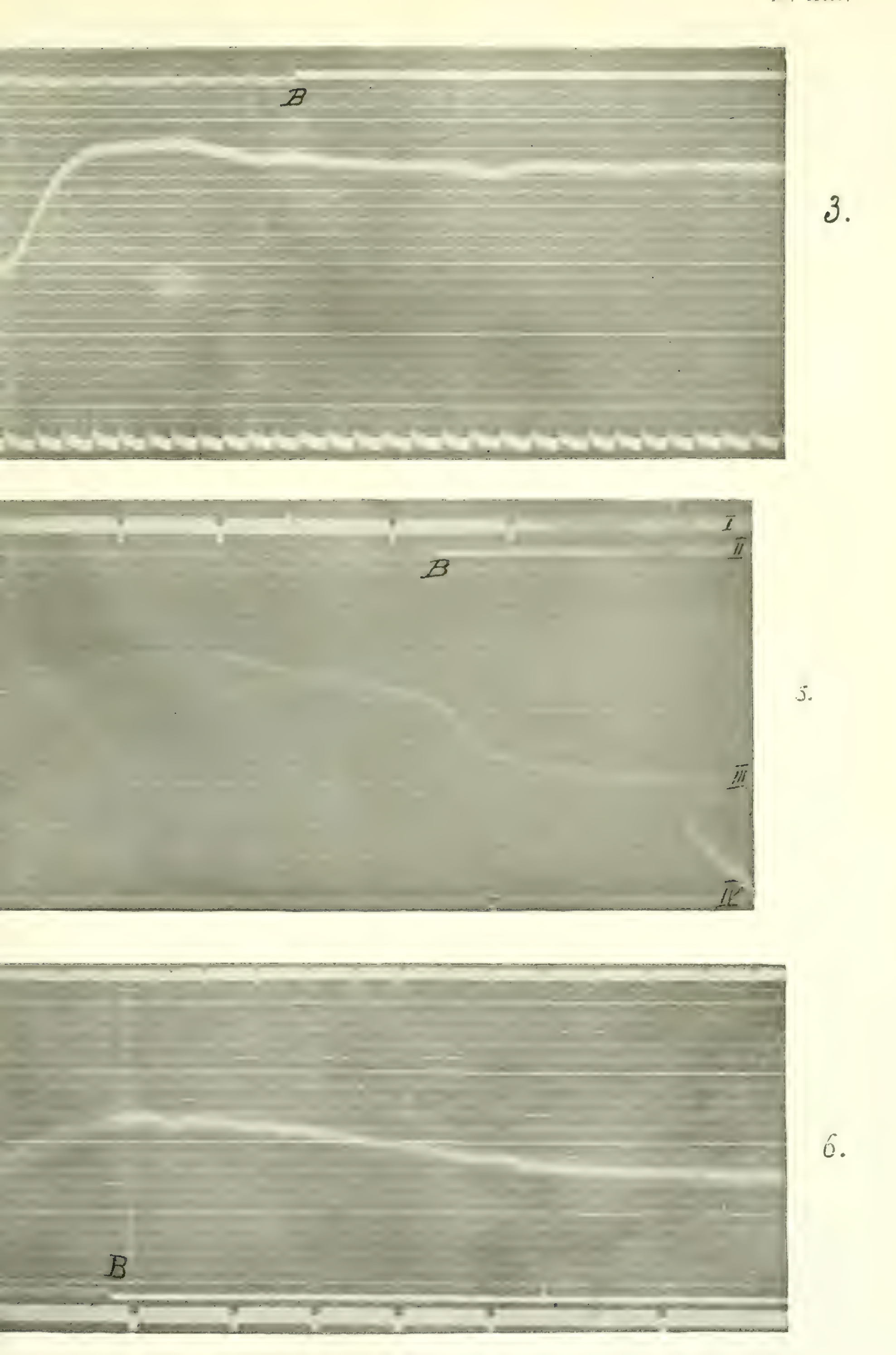
Cette observation est d'autant plus intéressante que, comme on le sait, les glandes sudoripares peuvent présenter des phénomènes électriques pendant un certain temps après la mort de l'animal.

Il est évident par conséquent que l'action nocive du chloroforme apparaît avec beaucoup plus de rapidité et provoque une perturbation plus importante dans la fonction physiologique des cellules glandulaires ou dans l'excitabilité des terminaisons nerveuses que le dépérissement dû à la cessation de la circulation du sang. Il va

[1]) W. Bayliss and I. Bradford. The electrical phenomena accompanying the process of secretion in the salivary glands of the dog and cat. (Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol., IV. 3, 4, pag. 109 et 117).



et L. Zbyszewski.


B
3.
I
II
B
5.
III
IV
6.
B

sans dire que la cessation de la circulation du sang amène à la longue la disparition des courants d'action. Nous observons également la diminution graduelle de cette action dès le moment où cesse la circulation du sang; en effet, la période d'excitation latente se prolonge dans ce cas et la déviation diminue (voir la fig. 10).

Cette déviation, qu'on voit sur la figure 10, a été obtenue 30 minutes après la mort de l'animal avec une excitation latente qui a duré 1·9 seconde, tandis qu'immédiatement après la mort l'électrogramme obtenu présenta une déviation plus haute, avec une excitation latente qui a duré seulement 1·05 seconde.

Explication des planches.

Planche XLI.

Fig. 1. Excitation du nerf sciatique par un seul choc de courant induit; distance des bobines: 90 mm. **A**, moment de l'excitation.

Fig. 2. Excitation du nerf sciatique par un choc de courant induit; distance des bobines: 120 mm. **A**, même signification que dans la Fig. 1.

Fig. 3. Excitation du nerf sciatique de **A** à **B** par un courant induit tétano-moteur; distance des bobines: 100 mm.

Fig. 4. Excitation de la corde du tympan par un seul choc de courant induit. **A**, moment de l'excitation.

Fig. 5. Excitation de la corde du tympan de **A** à **B** par un courant induit tétano-moteur; distance des bobines: 150 mm. La ligne I marque les gouttes écoulées de la salive.

Fig. 6. Excitation par un courant induit tétano-moteur de **A** à **B** du grand sympathique; distance des bobines: 130 mm. Temps en secondes. La ligne III marque les gouttes de la salive.

Planche XLII.

Fig. 7. Nerf sciatique excité deux fois (par la fermeture du courant); **A** première, **B** deuxième excitation; distance des bobines: 80 mm. *A* l'ouverture, le courant (O) n'agissait pas sur le nerf.

Fig. 8. Excitation par voie réflexe à l'aide des vapeurs d'éther (de **A** à **B**).

Fig. 9. Excitation du nerf sciatique (de **A** à **B**) deux minutes après le commencement de la narcose.

Fig. 10. Excitation du nerf sciatique (de **A** à **B**) par un courant induit tétano-moteur. Distance des bobines: 70 mm.

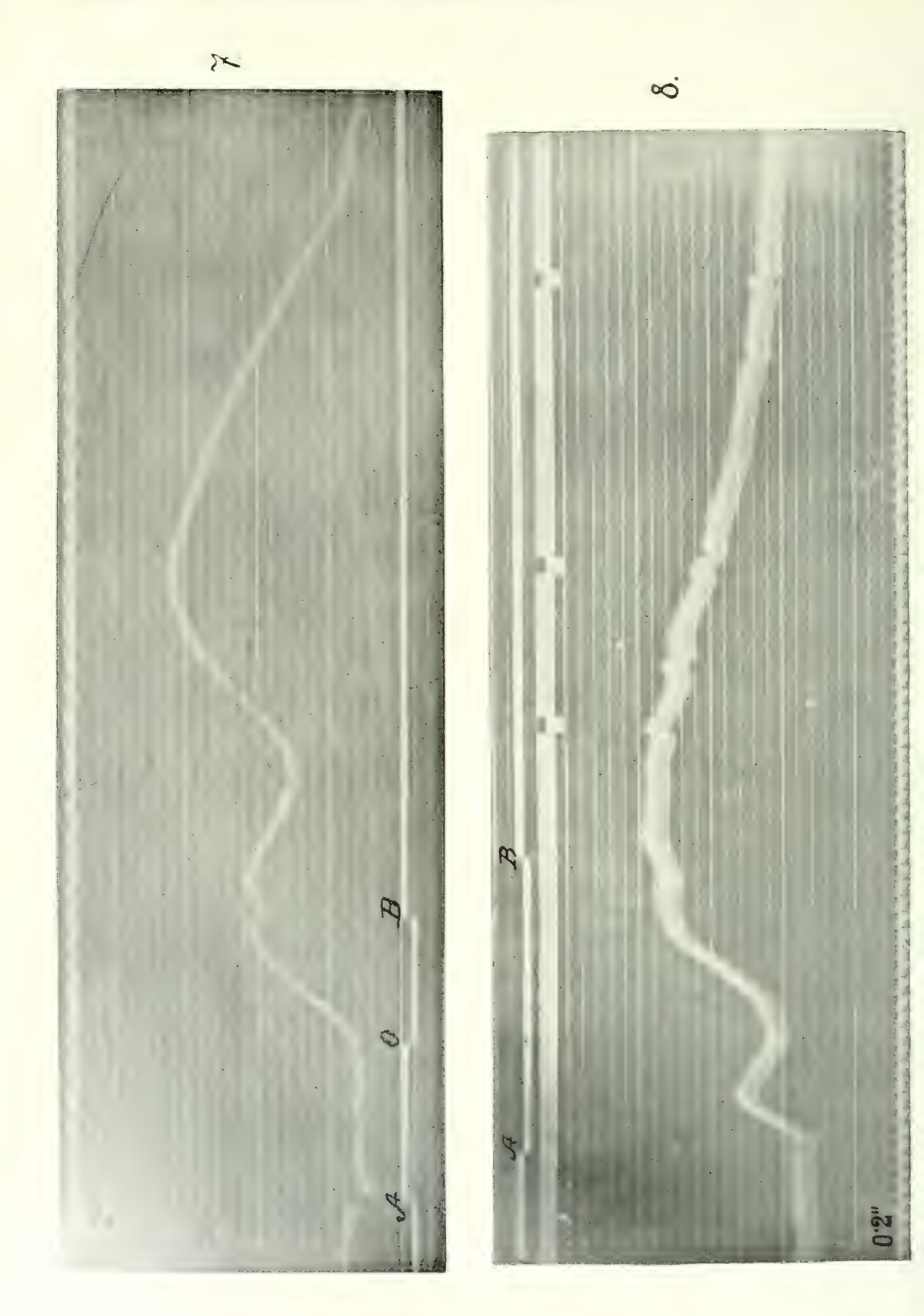
Planche XLIII.

Fig. 11. Excitation de la corde du tympan de **A** à **B** par un courant induit

tétano-moteur; distance des bobines: 120 mm. La ligne I marque les gouttes de la salive.

Fig. 12. Excitation du bout central du nerf sciatique; distance des bobines: 120 mm. **A** commencement de l'excitation.

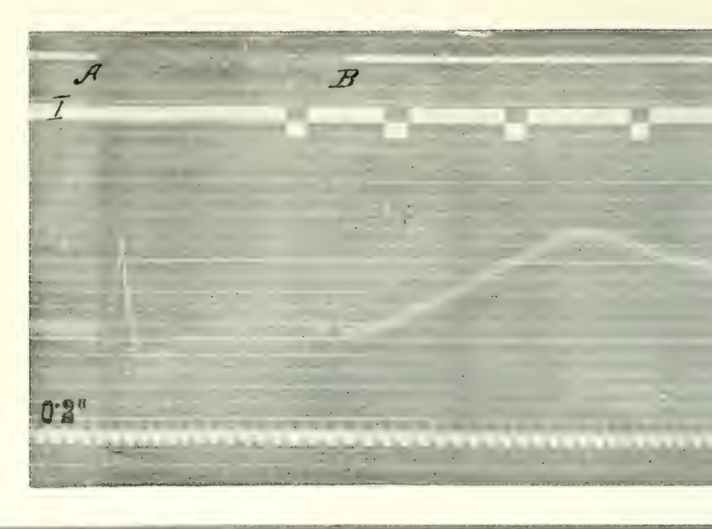
Fig. 13. Excitation du nerf sciatique (de **A** à **B**) avant la narcose. Distance des bobines: 150 mm.

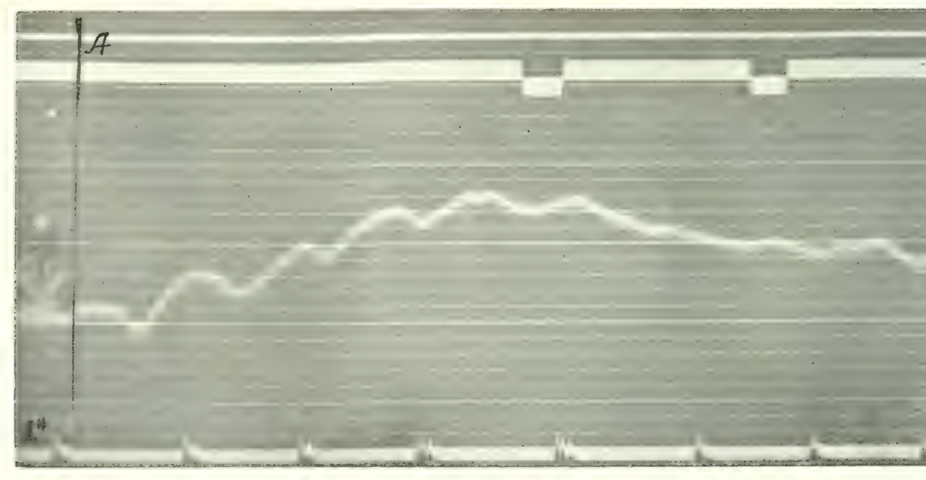


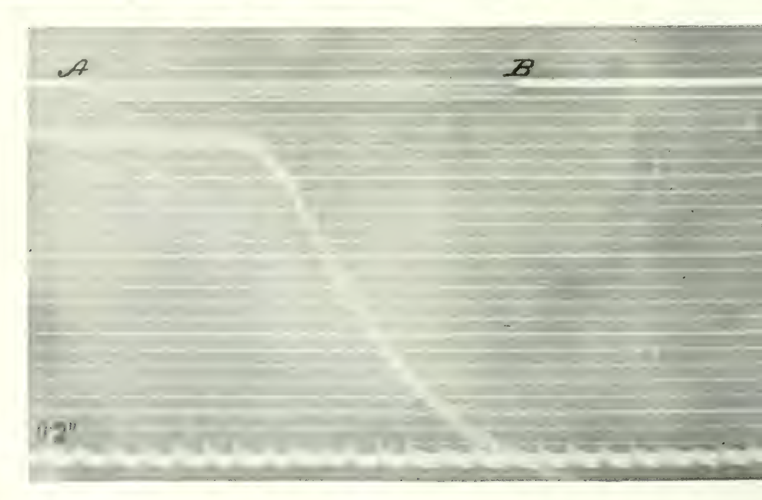
Zbyszewski.

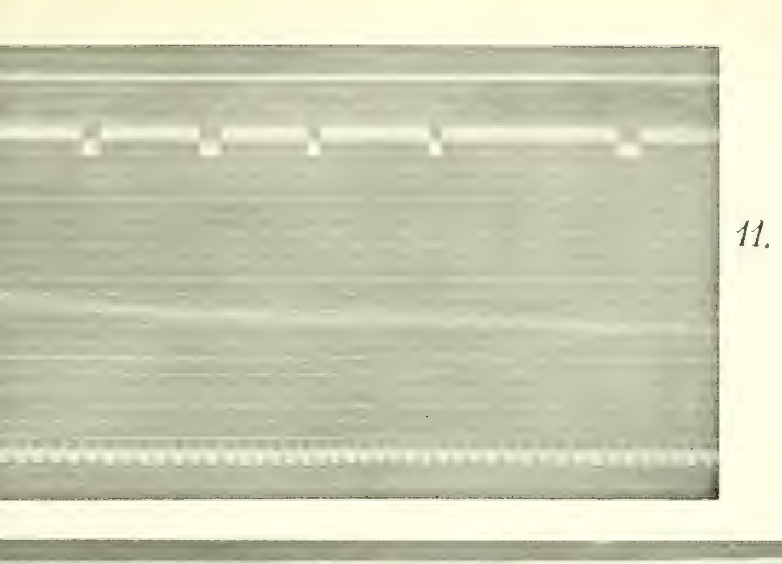
9

10

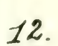

A
B
I
0·2"

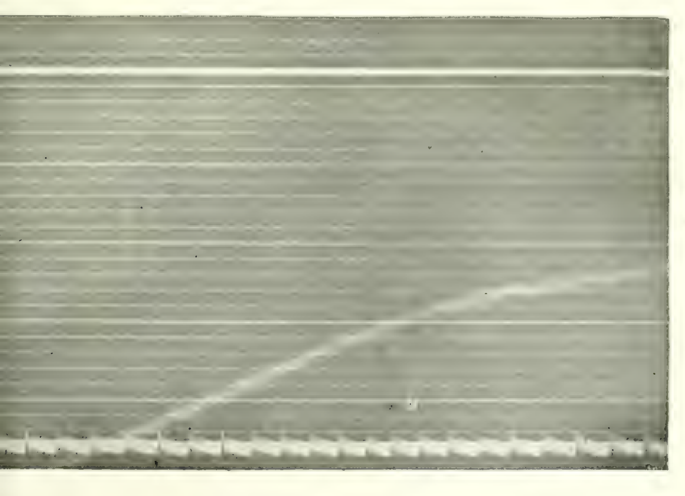

A
1"


A
B
0·2"



11.





13.

Materyały do morfologii dzióba (rostrum) u Hippolyte prideauxiana Leach. (Wiadomość tymczasowa). — *Materialien zur Morphologie des Rostrum von Hippolyte prideauxiana Leach.* (Vorläufige Mitteilung).

Mémoire

de M. ÉDOUARD de LUBICZ NIEZABITOWSKI,

présenté, dans la séance de 1 Juillet 1912, par M. H. Hoyer m. c.

(Planches XLIV—XLVI).

An der West- und Südküste von Europa kommen zwei sehr verwandte Arten der Gattung *Hippolyte*: *H. varians* Leach und *H. prideauxiana* Leach vor. In letzter Zeit hat Stanley Kemp[1]) folgende kurze Diagnose der beiden Arten angegeben:

I. Rostrum scarcely as long as carapace with a prominent dorsal tooth at base; carapace (with rostrum) three times as long as deep; cornea large; antennal scale less than three and a half times as long as broad; third periopods reaching almost to apex of antennal scale . . . . *H. varians* Leach.

II. Rostrum longer than carapace, usually without a dorsal tooth at base; carapace (with rostrum) four times as long as deep; cornea much smaller; antennal scale fully four and a half times as long as broad; third periopods reaching only to ultimate segment of antennal peduncule . . . . *H. prideauxiana* Leach.

Die angeführten Merkmale, mit Ausnahme der Cornea-Größe, welche ziemlich relativ ist, genügen im allgemeinen zur Unterscheidung der beiden Arten, besonders wegen der sehr charakteristischen Gestalt der Spitze des Rostrum bei *H. varians* (Fig. 53, 54).

Diese beiden Arten zeichnen sich durch große Variabilität der

[1]) The Decapoda Natantia of the Coasts of Ireland. Scientific Investigation 1908. N. 1. Dublin 1910.

Farbe und Form des Rostrum aus. Die erstere bildete schon den Gegenstand der interessanten Untersuchungen von J. W. Gamble, F. W. Keeble und Romuald Minkiewicz[1]), die letztere war schon mehrmals die Ursache der Aufstellung und Beschreibung neuer Arten, welche später manchmal wieder zusammengezogen wurden. Die Gestalt des Rostrum wird bei diesen Arten von verschiedenen Autoren folgendermaßen beschrieben:

H. viridis Otto: „Rostre droit, dépassant l'appendice lamelleux des antennes externes, sans dents en dessus, et armé en dessous de trois dents. Long. 20 lignes" [2]).

H. prideauxiana Leach: „Le rostre simple, avec une seule dent en dessous près de son extrémité. Long. 6 lignes" [2]).

H. Moorii: „Voisine de l'espèce précédente, mais ayant le rostre armé en dessous de deux dents" [2]).

H. Brulléi Guérine: „Rostre armé en dessous de trois ou quatre dents, dont une très petite située presque à son extrémité". (Milne Edwards) [2]).

H. viridis Otto nach Dr. C. Heller[3]): „Es ragt fast gerade nach vorne und endet mit einer dünnen, einfachen, pfriemenförmigen Spitze. Am oberen Rande ist es glatt, meist ungezähnt, nur selten mit einem Zähnchen an der Basis. Der untere Rand ... mit 2—3 Zähnchen besetzt, das erste Zähnchen ist gewöhnlich von den übrigen entfernt und mehr der Spitze genähert".

W. Czerniawski[4]) schreibt über *Virbius Brulléi* a) var. *elongata*: „Rostrum supra (basin versus) unidentatum, infra 3-dentatum, dente anteriore subapicali. Long. 7·5; b) forma *fortior*. „Rostrum magis variabile, dentibus sup. 1—2, infer. 1; vel supra 1, infer. 2; vel supra 1, infer. 4; vel supra 1, infer. 3 armatum. Long. 3—8·5 mm". Über *Virbius tenuirostris* schreibt derselbe Autor folgendes: „Rostrum longum et valde tenue, fere rectum, margine infe-

[1]) J. W. Gamble & F. W. Keeble. A Study in Colour Change. Quart. Journ. Micr. Soc., Vol. 43, T. IV, p. 589—691, 692—698, 1900.

R. Minkiewicz. Étude expérimentale du synchromatisme de Hippolyte varians Leach. Bullet. Intern. Acad. Sc. Cracovie, 1908 und L'étendue des changements possibles de couleur de H. varians Leach. C.-R. Acad. Paris, 1908.

[2]) Histoire naturelle des Crustacés. Tome II, Paris 1837.

[3]) Die Crustaceen des südlichen Europa.

[4]) Materialia ad zoographiam Ponticam comparatam. Fasc. II. Crustacea decapoda Pontica littoralia. Charkow, 1884.

riore inermi, superiore in dimidio basali uni vel bidentato. Long. 10—10·5 mm". Endlich wird hier auch eine Form des Roten Meeres zugezählt, die von O. Paulson[1]) als *Virbius Proteus* forma d. beschrieben worden ist. Bei dieser Form ist das Rostrum oben mit einem Basalzahn, unten mit einem Endzahn versehen. Die Zugehörigkeit des *Virbius Proteus* zu *Hippolyte prideauxiana* erscheint mir aber sehr zweifelhaft.

Eine ähnliche Veränderlichkeit des Rostrum wie bei *Hippolyte* ist schon längst bekannt bei einer anderen Gattung und Art, d. i. *Palaemonetes varians* Leach. Sehr interessante Beobachtungen in dieser Hinsicht findet man in den Arbeiten von J. E. Boas[2]) und A. Brożek[3]) [4]).

Als ich im Jahre 1910/11 in den zoologischen Stationen von Triest, Neapel und Villefranche-sur-Mer arbeitete, erregte diese Mannigfaltigkeit der Formen des Rostrum von *Hippolyte prideauxiana* Leach meine Aufmerksamkeit und ich entschloß mich zu untersuchen, ob dieselbe nicht in irgend welcher Beziehung zur individuellen Entwicklung und geographischen Verbreitung der Art steht. Gewiß wäre es am einfachsten, an Individuen dieser Art den Verlauf ihrer Entwicklung im Aquarium zu verfolgen, doch erscheint dies aus dem Grunde unmöglich, weil die Lebensdauer dieser Art mehr als zwei Jahre umfaßt und weil sich die Individuen von *H. prideauxiana* in gewöhnlichen Aquarien (welche den Arbeitenden in den zoologischen Stationen zur Verfügung stehen) nur sehr kurze Zeit am Leben erhalten lassen. Es blieb also nichts Anderes übrig, als ein sehr reiches Material an verschiedenen Orten und in allen Jahreszeiten zu sammeln, statistisch zu untersuchen und aus verschiedenen Perzentzahlen der einzelnen Formen und ihrem Verhältnis zueinander Schlüsse zu ziehen. Im Laufe eines ganzen Jahres, während meines Aufenthaltes in Triest, Neapel und Villefranche-sur-Mer verschaffte ich mir und untersuchte ein Material von

[1]) Isslidowania rakoobraznich krasnogo moria. Kiew, 1875.

[2]) Kleinere carcinologische Mitteilungen. 2. Über den ungleichen Entwicklungsgang der Salzwasser- und Süßwasserform von *Palaemonetes varians* Leach. Zool. Jahrb., 1899, Abth. f. Syst., IV. Bd.

[3]) Über die Variabilität und Lokalformen bei *Palaemonetes varians*. Sitz.-Ber. d. k. Böhm. Ges. der Wiss. in Prag, 1907, N. 16, Math.-nat. Klasse.

[4]) Über die Variabilität bei *Palaemonetes varians* aus Monfalcone bei Triest. Sitz.-Ber. d. k. Böhm. Ges. der Wiss. in Prag, 1909.

fast 5000 Exemplaren. Außerdem wurden mir noch zahlreiche Exemplare von Herrn T. Spitschakoff in Villefranche-s.-M. und Dr. C. von Janicki in Messina zur Verfügung gestellt.

An dieser Stelle gestatte ich mir, für die freundliche Unterstützung in meiner Arbeit den Herren Direktoren und Assistenten der zoologischen Stationen, wo ich gearbeitet habe, meinen wärmsten Dank auszusprechen, und zwar den Herren: Prof. Dr. C. Cori, Dr. H. Cammerloher und Dr. C. Lehnhofer in Triest, Prof. Dr. R. Dohrn, Prof. Dr. Paul Mayer, Dr. J. Gross, Dr. R. Gast und Prof. Dr. A. Cerutti in Neapel, Dr. M. Davidoff, Teod. Spitschakoff und T. Timofieeff in Villefranche-sur-Mer, sowie auch dem Herrn Dr. C. von Janicki, welcher so freundlich war, mir das von ihm in Messina gesammelte Material zur Verfügung zu stellen

Hippolyte prideauxiana Leach.

(*Virbius viridis* Otto).

Diese Art habe ich in Triest, Neapel und Villefranche-sur-Mer auf submarinen Wiesen von *Zostera marina* und *Posidonia Caulinii* der Littoral-Zone, in der Tiefe von 1—10 und mehr Meter gefunden. Sie kommt hier sehr zahlreich im Gegensatz zu der anderen Art, nämlich der *H. varians* Leach vor, von welcher ich nur einige Exemplare bloß in Neapel erhielt (Fig. 52, 53, 54). Gewöhnlich sitzen die Individuen von *Hippolyte prideauxiana* unbeweglich in Reihen an den langen Blättern der Pflanzen, um auf diese Weise den Augen ihrer Feinde, besonders der größeren Dekapoden-Krebse von der Gattung *Palaemon* und *Leander* zu entgehen, und lauern selbst auf Beute. Die Farbe des Körpers von *Hippolyte prideauxiana* entspricht der Umgebung, so daß man sogar im Aquarium die an den Blättern sitzenden Tierchen kaum wahrnehmen kann. Meist sind die Tiere grün in allen Schattierungen von gras- bis olivengrün; auf diesem Grunde verläuft ein weißer, braun gerandeter Streifen längs des Oberrandes des Rostrum, und an den Seiten des Körpers bemerkt man 2—4 Reihen kleiner, durch türkis-blaue Chromatophoren gebildeter Flecken. Ähnliche rote oder braunrote Pigmentzellen findet man in größerer oder geringer Anzahl über den ganzen Körper zerstreut; wo sie in großer Menge auftreten, geht die grüne Farbe des Körpers in Rot oder Braunrot über. Manch-

mal tritt die grüne Farbe ganz zurück und die Individuen erscheinen dann grau. Inwieweit die Beobachtungen der Autoren über den Farbenwechsel bei *H. varians* auch für *H. prideauxiana* gelten, kann ich nicht sagen, denn während der kurzen Zeit, in welcher sie im Aquarium gehalten werden konnten, habe ich keine Veränderungen der Farbe festgestellt [1]).

Bei *Hippolyte prideauxiana* kommen die eiertragenden Weibchen zweimal im Jahre, d. i. im Frühling (2-jährige Exemplare) und im Sommer (1-jährige Exemplare) massenhaft vor. Außer dieser Zeit trifft man sie immer nur einzeln. Die in diesen beiden Perioden ausgeschlüpften Jungen zeigen immer eine Differenz von 3—4 mm Länge. Wenn man mit einem Netze in diesen unterseeischen Wiesen fischt, da kann man gleich sehen, daß die gefangenen Individuen von *H. prideauxiana* sich durch die Farbe des Körpers und die Form des Rostrum voneinander unterscheiden.

Die Körperfarbe steht, wie mir meine Untersuchungen zeigen, in keinem Verhältnis zu der Gestalt des Rostrum. Was aber die Gestalt des Rostrum anbelangt, so gebe ich unten eine Übersicht und kurze Beschreibung der am meisten charakteristischen Formen desselben mit Perzentzahlen der Häufigkeit ihres Vorkommens an.

Das Rostrum schmal, mit der Spitze bogenförmig nach oben gerichtet, an der Basis des Oberrandes mit einem Zähnchen versehen (Fig. I. 1).

Die mit solchem Rostrum bewaffneten, bis 6 mm langen Exemplare habe ich in sehr großer Anzahl in Neapel im Juni und in

[1]) Überhaupt ist diese Art sehr schwach. Die Individuen dieser Art sterben, wenn sie ins Süßwasser von + 10° R. übertragen werden, schon nach Verlauf von 5 Minuten, während die Arten der Gattung *Palaemon* und *Leander* sich tagelang und, wenn man das Seewasser allmählich versüßt, sogar mehrere Wochen lang in fast ganz süßem Wasser am Leben erhalten lassen. Von anderen Gattungen und Arten der Krustaceen, welche ich in dieser Hinsicht untersuchte, zeigte sich die *Lepas anatifera* als am meisten empfindlich, denn ins Süßwasser gebracht, stirbt sie fast momentan. In ähnlicher Weise empfindlich ist auch *Lamprus angulifrons*, welcher im Süßwasser nicht länger als eine Minute aushalten kann. Mehr resistent haben sich erwiesen die Arten von der Gattung *Idothea*, welche im Süßwasser 8 Minuten, von der Gattung *Sicyon*, welche 15 Minuten, und der Gattung *Orchesella*, welche bis 20 Minuten lang leben konnten. Fast ähnlich resistent wie *Palaemon* ist auch *Carcinus maenas*. In der Natur finden wir auch von den Verwandten dieser beiden Gattungen *Palaemonetes varians* und *Telphusa fluviatilis* im Süßwasser lebend.

Villefranche-sur-Mer in der zweiten Hälfte des Juli und im August gefunden. Zu dieser Form gehören im allgemeinen die kleinsten und gleichzeitig jüngsten Individuen. Sie treten in dieser Zeit so massenhaft auf und sind so leicht zu fangen, daß sie die Zahl der älteren Individuen fast zehnmal übertreffen. Aus diesem Grunde gebe ich hier bei dieser und bei der folgenden (Fig. II. 5) Form eine Perzentzahl ihres Vorkommens nicht an, umso mehr da bei den Individuen von dieser Größe noch keine Abweichungen von der Grundform anzutreffen sind.

Das Rostrum oben mit einem Basalzahn, sonst glatt aber sehr breit (in sagittaler Richtung) (Fig. I. 2).

Messina. Einjährige Weibchen mit Eiern. Juli; 0·38% der Gesamtzahl der gefangenen Individuen.

Das Rostrum oben mit einem Basalzahn, unten mit einem Auswuchse versehen (Fig. I. 3).

Eine pathologische Form. Villefranche-s.-M., einjährige Exemplare: 0·2%.

Das Rostrum ohne Basalzahn, Basis oben glatt (Fig. I. 4).

Villefranche-sur-Mer. Noch nicht ein Jahr alte, im Winter gefangene Individuen: 0·1%.

Das Rostrum schmal, oben mit einem Basalzahn, unten mit einem dicht unter der Spitze stehenden Endzahn versehen (Fig. II. 5).

Diese Form charakterisiert die Individuen von 6—9 mm Länge. Ich habe sie in ähnlicher Menge wie die erste Form (Fig. I. 1) gegen Ende Juni in Neapel und in der zweiten Hälfte des August in Villefranche-sur-Mer gefunden. Auch bei dieser Form gebe ich den Perzentsatz ihres Auftretens nicht an, und zwar aus gleichen Gründen wie bei der ersten Form.

Der vorigen Form ähnlich, aber breit, wie man sie gewöhnlich bei älteren Individuen findet (Fig. II. 6).

Messina. Einjährige, eiertragende Weibchen: 0·38%.

Das Rostrum schmal, oben ohne Basalzahn, aber an dessen Stelle mit einem Basalhöcker, unten mit Endzahn versehen (Fig. II. 7).

Triest. Noch nicht ganz erwachsene, im Dezember gefangene Exemplare: 0·18%.

Das Rostrum breit, oben mit einem Basalhöcker, unten mit Endzahn bewaffnet (Fig. II. 8).

Villefranche-sur-Mer, zweijährige Exemplare: 0·1%. Neapel: 0·11%.

Dem vorigen ähnlich, aber stark unregelmäßig verkürzt (Fig. II. 9).

Zweijährige Weibchen von Villefranche-sur-Mer: 0·1%. Neapel: 0·11%.

Das Rostrum oben ganz glatt, unten mit Endzahn versehen (Fig. II. 10, 11).

Villefranche-sur-Mer, junge und erwachsene, in den Wintermonaten gefangene Exemplare: 0·3%.

Das Rostrum oben mit einem Basalzahn, unten mit einem Endzahn und einem zweiten, welcher in der Entfernung von $^2/_3$ der Länge von der Basis steht, bewaffnet (Fig. III. 12 a, b, c, d, e).

Villefranche-sur-Mer, junge Exemplare vom 13. VII. — 1. IX: 26·6%; im November 40·8%; im Dezember 18·1%; in folgenden Winter- und Frühlingsmonaten 2·8%. Erwachsene Exemplare in den Sommermonaten: 3·4%, darunter eiertragende Exemplare bis 2%. Die zweijährigen Individuen dieser Form erreichen in den Sommermonaten fast 2·0% der Gesamtzahl der Individuen.

Triest. Dezember, junge (verspätete) Individuen: 2·2%, darunter nur ein $1^1/_2$-jähriges Exemplar.

Messina, einjährige Individuen (meist Weibchen) im Juli: 6·1%. Villefranche-sur-Mer, ein pathologisches Individuum (Fig. III. 12 e).

Das Rostrum oben mit dem Basalhöcker, unten mit dem Endzahn und einem zweiten Zahn wie bei der vorhergehenden Form versehen (Fig. III. 13 a, b, c, d, e).

Triest, in Dezember, noch nicht erwachsene Exemplare: 0·18%; Villefranche-sur-Mer in den Wintermonaten: 13·5%; Neapel: 0·46%.

Das Rostrum oben an der Basis ganz glatt, unten mit dem Endzahn und einem zweiten Zahn versehen (Fig. III. 14 a, b, c).

Villefranche-sur-Mer, noch nicht erwachsene Individuen, in den Wintermonaten: 6·1%; Neapel: 1·5%, in dieser Zahl einjährige und halb erwachsene Individuen.

Die Basis des Rostrum ganz glatt, unten der zweite Zahn dem Endzahn genähert (Fig. III. 15).

Villefranche-sur-Mer. Pathologische Formen 0·1%.

Das Rostrum oben mit dem Basalzahn, unten mit einem zweiten Zahn bewaffnet. Der Endzahn nicht ausgebildet (Fig. III. 16, 17, 18).

Villefranche-sur-Mer, ein- und zweijährige Exemplare: 0·2% (Fig. III. 16); Neapel, ein- und zweijährige Exemplare: 0·34%; Triest, Individuen mit pathologisch verkürztem Rostrum: 0·18% (Fig. III. 17), mit regelmäßig gebautem Rostrum (junge, im Dezember gefangene Individuen): 3·0% (Fig. III. 18).

Das Rostrum oben mit einem Basalhöcker, unten mit einem zweiten Zahn versehen, der Endzahn nicht ausgebildet (Fig. III. 19 a, b).

Triest, einjährige Exemplare, im Dezember: 0·18%; Villefranche-sur-Mer, noch nicht erwachsene Individuen, im Anfange des Winters gesammelt: 0·1%.

Die Basis des Rostrum oben ganz glatt. Der Unterrand des Rostrum nur mit einem zweiten Zahn versehen (Fig. III. 20 a, b, c, d, e, f).

Triest, meist junge (nur 2 einjährige), im Dezember gefangene Individuen (Fig. III. 20 c): 4·0%; Villefranche-sur-Mer, ähnliche (Fig. III. 20 a, b): 0·15%, darunter aber einige pathologische (Fig. III. 20 e, f); Neapel, einjährige Individuen: 1·3%.

Der Oberrand des Rostrum mit einem Basalzahn und einem über dem zweiten Zahne des Unterrandes stehenden Nebenzahn bewaffnet. Der Endzahn des Unterrandes nicht ausgebildet (Fig. III. 21).

Triest, im Dezember: 0·18%.

Der vorigen Form ähnlich, aber der Nebenzahn der Oberseite liegt vor dem zweiten Zahne des Unterrandes (Fig. III. 22 a, b).

Triest, noch nicht erwachsene Individuen vom Dezember: 0·56%.

Die Basis des Oberrandes des Rostrum ganz glatt, der Nebenzahn der Oberseite ist mehr als der zweite Zahn

der Unterseite der Spitze genähert. Der Endzahn fehlt (Fig. III. 23 a, b).

Neapel, zweijährige, eiertragende Weibchen (Fig. III. 23 a): 0·11%; Triest, nicht ganz erwachsene Exemplare vom Dezember: 0·3%.

Der vorhergehenden Form ähnlich, aber der obere Nebenzahn liegt vor dem unteren zweiten Zahne. Der Endzahn nicht ausgebildet (Fig. III. 24).

Triest, noch nicht erwachsene Exemplare: 4·0%.

Das Rostrum oben mit einem Basalzahn, unten nebst dem Endzahne und zweiten Zahne noch mit einem dritten Zahne versehen (Fig. IV. 25 a, b, c).

Villefranche-sur-Mer, erwachsene Exemplare vom Januar bis April (Fig. IV. 25 a, c): 16%; Neapel, erwachsene Exemplare im Mai und Juni: 44%.

Messina, erwachsene Exemplare im Juli: 71·9%.

Villefranche-sur-Mer, 13. VII—1. IX: 66·3%; im Oktober 53·3%; im November und Dezember: 38·5%.

Triest im Dezember (IV. 25 b): 43·8%.

Das Rostrum oben mit einem Basalhöcker, unten mit drei Zähnen, d. i. mit dem Endzahn, einem zweiten und einem dritten Zahn versehen (Fig. IV. 26 a, b, c).

Villefranche-sur-Mer, erwachsene Exemplare (Fig. IV. 26 b, c). 13. VII — 15. VIII: 0·4%; 16. VIII — 1. IX: 0·2%; erwachsene und junge Exemplare im Oktober: 8·0%, eben solche im November: 7·0%; eben solche im Dezember: 11·0%, erwachsene Exemplare im Januar bis April: 16·5%.

Triest, im Dezember (Fig. IV. 26 a): 3·6%.

Neapel, im Juni, zweijährige Individuen: 0·4%, einjährige: 1·0%, noch nicht erwachsene: 0·2%.

Die Basis der Oberseite ganz glatt, der Unterrand des Rostrum mit einem zweiten, dritten und dem Endzahn versehen (Fig. IV. 27 a, b).

Villefranche sur-Mer, Januar bis Mai: 40·0%.

Neapel, zweijährige Exemplare 2·9%, einjährige 3·3%, noch nicht erwachsene: 0·9%.

Messina im Juli, einjährige Exemplare: 0·3%.

Villefranche-sur-Mer, junge und erwachsene Exemplare, 13. VII—

15. VIII: 1·25%, eben solche 16. VIII — 1. IX: 0·2%, im Oktober: 5·0%, im November: 4·2%, im Dezember: 10·9%.

Der vorigen Form ähnlich, aber der zweite untere Zahn ist dem Endzahne stark genähert (Fig. IV. 27 e).

Villefranche-sur-Mer: 0·1%.

Das Rostrum oben dicht vor dem Basalzahne ist mit einem Nebenzahn versehen. Der Unterrand ist wie bei der vorhergehenden Form mit drei Zähnen bewaffnet (Fig. IV. 28).

Triest, erwachsene eiertragende Weibchen: 0·76%.

Am Oberrande des Rostrum ist der Nebenzahn von dem Basalzahn entfernt und liegt vor dem dritten unteren Zahne. Am Unterrande ist nur der zweite und dritte Zahn entwickelt, der Endzahn dagegen fehlt (Fig. IV. 29).

Triest, noch nicht ganz erwachsene Individuen: 1·5%.

Der vorhergehenden Form ähnlich, aber der Nebenzahn der Oberseite steht über dem zweiten unteren Zahn (Fig. IV. 30 a).

Triest: 0·18%.

Wie die vorhergehende Form, aber der Nebenzahn der Oberseite steht vor dem zweiten Zahn des Unterrandes (Fig. IV. 30 b).

Triest, junge und erwachsene Individuen: 1·8%.

Der Oberrand des Rostrum mit Basalzahn und zwei Nebenzähnen, der Unterrand nur mit einem zweiten Zahne bewaffnet (Fig. IV. 31).

Triest, noch nicht erwachsene Individuen: 0·18%.

Der Oberrand des Rostrum mit einem Basalzahne und drei Nebenzähnen, der Unterrand nur mit einem zweiten und dritten Zahn versehen, der Endzahn nicht entwickelt (Fig. IV. 32).

Triest: 0·18%.

Das Rostrum ist oben mit einem Basalzahn und einem

dicht vor ihm stehenden Nebenzahn, unten aber mit vier Zähnen versehen (Fig. IV. 33).

Triest, erwachsene Weibchen mit Eiern: 0·18%.

Der vorhergehenden Form ähnlich, aber oben nur mit einem Basalzahne versehen (Fig. IV. 34 a, b, c).

Villefranche-sur-Mer, einjährige und zweijährige Weibchen (IV. 34 b, c): 0·4%; Neapel: 1·4%; Messina: 16·0%; Triest (IV. 34 a): 3·8%.

Das Rostrum oben mit einem Basalzahne, unten mit einem Endzahne und vier Mittelzähnen versehen (Fig. IV. 35).

Triest, einjährige Individuen: 0·18%, Messina: 0·76%.

Die Basis des Rostrum oben mit einem Basalhöcker, der Unterrand mit dem Endzahn und drei Mittelzähnen versehen (Fig. IV. 36 a, b, c, d).

Triest, einjährige und junge Individuen (IV. 36 a, c): 0·57%; Neapel: 0·22%; Villefranche-sur-Mer (IV. 36 b, d): 0·1%.

Das Rostrum oben mit einem Basalhöcker, unten mit fünf Zähnen versehen, von welchen der erste dem Endzahne genähert ist (Fig. IV. 37).

Villefranche-sur-Mer, zweijährige Individuen: 0·1%.

Das Rostrum oben ganz glatt, unten mit drei Mittelzähnen und einem Endzahn versehen (Fig. IV. 38 a, b).

Villefranche-sur-Mer, junge und zweijährige Individuen: 1·0%.

Der vorigen Form ähnlich, aber der zweite Zahn unten dem Endzahne genähert (Fig. IV. 39).

Villefranche-sur-Mer, einjährige Exemplare: 0·1%.

Das Rostrum mit glatter Basis, etwas nach oben gerichtet, unten mit sechs Mittelzähnen und einem Endzahn versehen (Fig. IV. 40).

Diese in der Gestalt des Rostrum ein wenig an *Palaemon* erinnernde Form habe ich nur in Villefranche-sur-Mer. und zwar nur in einem noch nicht erwachsenen Exemplare (0·1%) angetroffen.

Der Oberrand des Rostrum mit einem Basalzahn, der Unterrrand mit einem zweiten und dritten Mittel-

zahn versehen. Der Endzahn nicht ausgebildet. (Fig. IV. 41).

Triest, junge und einjährige Individuen: 3·6%; Villefranche-sur-Mer, junge, einjährige und zweijährige Exemplare: 9·0%.

Das Rostrum oben mit Basalzahn, unten mit drei Mittelzähnen versehen. Der Endzahn nicht entwickelt. (Fig. IV. 42 a, b, c, d).

Villefranche-sur-Mer (IV. 42 a, b, c), einjährige und junge Exemplare: 0·3%; Triest (IV. 42 d) einjährige und junge Individuen: 1·5%.

Der Oberrand des Rostrum mit einer glatten Basis und einem über dem dritten unteren Mittelzahne stehenden Nebenzahne. Der Endzahn nicht entwickelt. (Fig. IV. 43).

Triest. Junge Exemplare: 0·18%.

Das Rostrum wie bei der vorhergehenden Form, aber der obere Nebenzahn steht zwischen den beiden unteren Mittelzähnen (Fig. IV. 44).

Triest, junge und einjährige Exemplare: 5·5%.

Die Basis des Rostrum glatt, der obere Nebenzahn steht über dem zweiten unteren Mittelzahne, der Unterrand des Rostrum mit einem Endzahne und zwei Mittelzähnen bewaffnet (Fig. IV. 45 a, b).

Triest: 0·75%.

Das Rostrum oben mit einem Basalhöcker, unten mit zwei Mittelzähnen versehen. Der Endzahn nicht ausgebildet. (Fig. 46 a, b, c, d, e).

Villefranche-sur-Mer (IV. 46 a, b, d, e), ein- und zweijährige Individuen: 2·6%; Triest (IV. 46 c), einjährige Exemplare: 0·56%; Messina, zweijährige Exemplare: 0·38%.

Das Rostrum oben mit einem Basalhöcker, unten mit zwei Mittelzähnen. Der Endzahn fehlt. (Fig. IV. 47 a, b).

Triest (IV. 47 b): 0·18%; Neapel, zweijährige Individuen: 0·11%.

Die Basis des Rostrum ganz glatt, der Unterrand nur mit zwei Mittelzähnen versehen (Fig. IV. 48 a, b, c, d, e, f).

Villefranche-sur-Mer (IV. 48 a, b, c, f), ein- und zweijährige Exemplare: 2·0%; Triest (IV. 48 d, e): 4·7%.

Der vorhergehenden Form ähnlich, aber der Unterrand mit drei Mittelzähnen versehen, der Endzahn fehlt (Fig. IV. 49).

Villefranche-sur-Mer: 0·1%; Neapel: 0·11%.

Wie die vorhergehende Form, aber der zweite und dritte untere Mittelzahn einander sehr genähert (Fig. IV. 50).

Villefranche-sur-Mer: 0·1%.

Das Rostrum mit einem so stark entwickelten Endzahn, daß die Spitze des Rostrum wie ein Nebenzahn des Oberrandes aussieht (Fig. IV. 51).

Diese durch die Gestalt des Rostrum sehr an die *H. varians* erinnernde Form habe ich in drei Exemplaren in Triest gefunden. Zwei von denselben waren grau, eines aber grün gefärbt. Bei einem von denselben war das Rostrum länger als der Thorax, bei zwei anderen von derselben Länge.

Wir haben also 51 Formen des Rostrum bei *Hippolyte prideauxiana* kennen gelernt und versuchen jetzt zu erklären, welche Bedeutung jeder von diesen Formen zukommt und zu welcher Kategorie sie eingereiht werden soll. Der besseren Übersicht halber bemerke ich hier, daß es nach meinen Forschungen drei solche Kategorien gibt: 1) Entwicklungsformen, 2) Saisonformen und 3) atypische Formen, die man zum Teil durch eigentliche Variabilität dieser Art erklären kann.

1. Die Entwicklungsformen.

Um mich zu überzeugen, ob die Individuen dieser Art in ihrer Entwicklung von der Zeit der Geburt bis zur vollkommenen geschlechtlichen Reife irgend welche Veränderungen (hinsichtlich der Gestalt des Rostrum) durchmachen, war ich genötigt, die gleichzeitig mit dem Wachstum der Individuen auftretenden Veränderungen zu verfolgen. In den Fällen aber, wo bei Individuen von gleicher Größe in der Form des Rostrums Abweichungen auftreten, da entschieden die Perzentzahlen der Individuen, welche Form als typisch und welche als atypisch aufzufassen ist. Dabei zeigte es

sich, daß in der Entwicklung der Individuen dieser Art vier Formen des Rostrum auftreten, welche sich durch die Zahl der Zähne an der Unterseite des Rostrum voneinander unterscheiden.

I. Gestalt (Fig. I. 1).

Die jüngsten und zugleich kleinsten, die Länge von kaum 6 mm erreichenden Individuen besitzen ein schmales, pfriemenförmiges, mit dem spitzigen Ende nach oben gerichtetes Rostrum, welches an der Basis der Oberseite mit einem nach vorn gerichteten Zähnchen versehen ist. Die dieser Form angehörenden Individuen kommen selbstverständlich am häufigsten in der Brütezeit, also im Frühling und in der Sommerzeit vor, während sie sonst nur einzeln, ähnlich wie die Weibchen mit Eiern, angetroffen werden. Am zahlreichsten fand ich sie gegen Ende Mai und Anfang Juni in Neapel sowie im Juli und August in Villefranche-sur-Mer.

II. Gestalt (Fig. II. 5).

Die Individuen, welche die Länge von 6 mm überschritten haben, weisen am Rostrum dicht vor und unter der Spitze an der Unterseite einen kleinen Zahn auf, welchen man als Endzahn bezeichnen kann. Diese Form behalten die Individuen ungefähr bis zur Zeit, in welcher sie 9 mm Länge erreichen. Sie kommen etwas später als die Individuen der ersten Gestalt und zum Teil sogar gleichzeitig mit jenen vor. Ich habe sie an denselben Stellen wie die ersteren gefunden. Bis zu dieser Größe herrscht unter den Individuen große Einförmigkeit, da von den typischen Gestalten keine Abweichungen zu bemerken sind.

III. Gestalt (Fig. III. 12 a).

Mit der wachsenden Größe der Individuen nimmt auch die Zahl der Zähne an der Unterseite des Rostrum derart zu, daß außer dem Endzahn noch ein zweiter Zahn, welcher in der Entfernung von zwei Dritteln, von der Basis an gerechnet, auftritt. In dieser Gestalt erreichen die Individuen durchschnittlich 12 mm Länge. Dies geschieht gewöhnlich im November des Jahres, in welchem die Individuen ausgeschlüpft sind und wo ihr Auftreten die Maximalzahl 40·8% erreicht.

IV. Gestalt (Fig. IV. 25 a).

Wenn die Individuen 12 mm Länge erreicht haben (zuweilen auch früher), entsteht an der Unterseite des Rostrum ein neuer, also ein dritter Zahn in der Entfernung eines Drittels der Länge des Rostrum, von der Basis an gerechnet, und damit endet das regelrechte Wachstum der Zahl der Zähne bei dieser Art. Dies geschieht gegen Ende Dezember und die Perzentzahl dieser Form beträgt um diese Zeit mehr als 43, d. h. sie ist die höchste von allen zu dieser Zeit vorkommenden Formen. In dieser Gestalt erreichen sie bei einer Länge von 20 mm im Sommer des nächsten Jahres ihre geschlechtliche Reife, sie leben und wachsen aber noch weiter bis zum dritten Jahre, in welchen sie zum zweitenmal, und zwar im Frühling, Eier legen. Nachdem sie die Länge von zirka 33 mm erreicht haben, sterben sie ab.

2. Die Saisonformen.

Wenn wir die beigegebenen Zeichnungen der verschiedenen Gestalten des Rostrum betrachten, und zwar hinsichtlich der Zahl der an der Unterseite befindlichen Zähne, bemerken wir, daß die Rostra mit gleicher Zahl der Zähne an der Unterseite bei den einen Individueu an der Oberseite mit einem Basalzahn, bei den anderen mit einem Basalhöcker versehen sind und daß wieder bei anderen die Basis des Rostrum ganz glatt ist. Folgende Zusammenstellung mag die Übersicht erleichtern.

	Die Basis des Rostrum mit einem Basalzahn	Die Basis des Rostrum mit einem Basalhöcker	Die Basis des Rostrum ganz glatt
Die Form:	II. 6	II. 8	II. 10
„ „	III. 12 a	III. 13 a	III. 14 a
„ „	III. 16	III. 19	III. 20
„ „	IV. 25 a	IV. 26 a	IV. 27 a
„ „	IV. 34	IV. 36	IV. 38
„ „	IV. 41	IV. 46	IV. 48
„ „	IV. 42	IV. 47	IV. 49

Man bemerkt ferner, daß zwischen diesen drei Gruppen von Exemplaren Übergangsformen bestehen und daß die Exemplare mit dem Basalhöcker am Beginn des Winters und des Frühjahrs, die Exemplare mit glatter Basis in den Wintermonaten und die mit dem Basalzahn in den Sommermonaten bis zum Dezember auftreten. Aus diesen Beobachtungen können wir also den Schluß ziehen, daß die Gestalt der Basis, mag sie mit dem Basalzahn oder einem Basalhöcker versehen oder ganz glatt sein, keineswegs ein festes Merkmal eines Individuums bildet, sondern daß vielmehr dies Kennzeichen bei einem und demselben Individuum je nach der Jahreszeit auftritt. Daß es so ist, d. h., daß die Exemplare, welche zur Sommerzeit mit einem Basalzahn versehen auftreten, mit den Exemplaren aus der Winterzeit mit ganz glatter Basis identisch sind, davon können wir uns auf Grund der Zahlen überzeugen. Betrachten wir zuerst die Form III. 12 a. Die zu dieser Form gehörenden, mit einem Basalzahn versehenen und von der Frühlingsbrüte herrührenden Exemplare treten im Juli und August auf und bilden in dieser Zeit 26% aller Individuen. Dagegen trifft man in denselben Monaten weder Individuen mit einem Basalhöcker noch solche mit glatter Basis an. Aus der Sommerbrüte herrührende, d. h. mit einem Basalzahn versehene Individuen dieser Form erreichen im November 40·1%, und unter ihnen beginnen die ersten Exemplare ohne Basalzahn, aber mit einem Basalhöcker oder ganz glatter Basis aufzutreten.

Im Dezember sinkt die Zahl der Exemplare mit Basalzahn (III. 12 a) bis auf 18·1% und die Zahl der Exemplare ohne Basalzahn steigt gleichzeitig bis auf 21·8%; wenn wir diese Perzentzahlen addieren (18·1 + 21·8% = 39·9%), erhalten wir eine Zahl, die derjenigen der im vorhergehenden Monate ausschließlich mit einem Basalzahn ausgestatteten Individuen (40·8%) beinahe gleichkommt. In den Wintermonaten erhalten die Exemplare der III. Form unten einen dritten Zahn und gehen in die IV. Form über. Zu dieser Zeit trifft man nur eine geringe Anzahl von Exemplaren der III. Form an. Darunter bilden Individuen mit Basalzahn 2·8%, ohne Zahn 14·5%. Es sind alles Individuen der verspäteten Brut oder solche, welche auf dieser Stufe der Entwicklung stehen bleiben. Zu gleichem Ergebnis wie durch Betrachtung der III. Form gelangen wir auch durch das Studium der vollkommen entwickelten Exemplare der IV. Form. Die hieher gehörenden Individuen

sind mit einem Basalzahn versehen und erreichen ihr Maximum der Perzentzahl im August und September, wo die Anzahl der Individuen bis auf 66·2% steigt. Dagegen sinkt diese Perzentzahl in den Wintermonaten unter 16. Indessen erreichen Individuen mit Basalhöcker oder ganz glatter Basis ihr Maximum 56·6% zur Winterzeit, ihr Minimum 0·2% dagegen in den Sommermonaten. Es ist also die Maximalzahl der Individuen mit Basalzahn der Sommermonate beinahe identisch mit der Maximalzahl der Individuen mit glatter Basis der Wintermonate, woraus folgt, daß die Individuen mit Basalzahn und die mit glatter Basis identisch sind. Es sind also dieselben Individuen, welche je nach der Jahreszeit ihren Basalzahn bekommen oder verlieren. Zu solchen Ergebnissen gelangen wir auch bei Untersuchung irgend einer atypischen Form.

Aus den angeführten Tatsachen geht also hervor, daß die diesjährigen, auf der dritten oder vierten Stufe der Entwicklung stehenden Individuen ihren Basalzahn, welchen sie seit der Geburt besessen haben, im Winter verlieren. Dies geschieht in der Weise, daß bei der Häutung der Basalzahn zuerst durch einen Basalhöcker ersetzt wird und später bei der nächsten Häutung ganz verschwindet. Es ist eine Form, der man während des ganzen Winters begegnet, die aber zur Frühlingszeit zuerst den Basalhöcker und dann auch den Basalzahn wieder bekommt und den letzteren den ganzen zweiten Sommer ihres Lebens hindurch behält. Im Laufe des zweiten Winters verlieren die bereits anderthalb Jahre alten Individuen wieder den Basalzahn. Im nächsten Frühling, ungefähr im März, legen die aus der Frühlingsbrütezeit stammenden Individuen zum zweitenmal Eier ab, im Sommer hingegen kommt zur Eierablage die vorjährige Sommerbrut. Allein von diesen zweijährigen Exemplaren bekommt nur eine geringe Zahl wieder den Basalzahn, die Mehrzahl dagegen behält die glatte Basis bis zum Lebensende, welches bald nach der zweiten Eierablage erfolgt. Die Lebenszeit der *H. prideauxiana* umfaßt also nicht viel mehr als zwei Jahre und die Individuen erreichen die größte Länge von zirka 33 mm.

3. Die atypischen Formen.

Zuweilen vermissen wir diese Regelmäßigkeit in den Entwicklungs- und Saisonphasen der Individuen. Manchmal ist diese Unregelmäßigkeit nur eine scheinbare; wenn man unter den Indivi-

duen e i n e s Entwicklungs- oder Saisontypus in derselben Zeit auch Individuen von anderen Typen findet, so haben wir nicht mit einer Abnormität, sondern mit Individuen von verspäteter oder verfrühter Brut zu tun, welche eben deswegen im Vergleiche mit der Gesamtzahl auf einer zu niedrigen oder zu hohen Entwicklungsstufe stehen. Gewöhnlich handelt es sich dabei entweder um Zwergexemplare oder aus unbekannten Ursachen verkümmerte Individuen. So z. B., kann man manchmal Individuen der IV. Entwicklungsphase sehen, welche kaum 7 oder 8 mm Länge haben.

Sehr interessant ist die Abnormität, welche darin besteht, daß die Individuen der ersten drei Entwicklungsformen auf jeder beliebigen Stufe stehen bleiben können und in dieser Gestalt die Geschlechtsreife erreichen. Als Beispiel dieser Abnormität können die erwachsenen Formen I. 2, II. 6, II. 8, II. 9, II. 10, II. 11, III. 12, III. 13, III. 14 dienen, welche nicht nur die den jungen Individuen eigentliche Zahl der Zähne, sondern auch die schmale Gestalt des Rostrum bewahren.

Eine dritte Art der Abnormität bilden verschiedene pathologische Formen der Gestalt und der Bezahnung des Rostrum, welche durch die verschiedenen schädlichen Einflüsse auf die Individuen während ihrer embryonalen oder postembryonalen Entwicklung verursacht wurden. Als Beispiel hiefür können folgende Formen dienen: I. 3, I. 4, II. 9, III. 12 e, III. 17, III. 20 e, IV. 48 f, ferner III. 15, IV. 27 c, IV. 34 c, IV. 38 b, IV. 50.

Endlich kann man die letzte Art der Abnormität als eigentliche Variabilität bezeichnen. Ich werde sie später in einer besonderen Arbeit behandeln und will mich hier auf eine kurze Bemerkung beschränken.

Die Variabilität des Rostrum bei *H. prideauxiana* beruht a) entweder auf vermehrter Anzahl der Zähne der Oberseite des Rostrum oder auf b) vergrößerter Anzahl der Zähne der Unterseite oder c) auf Abnahme der Anzahl der Zähne der Unterseite infolge nicht entwickelten Endzahnes.

a. Formen mit vergrößerter Anzahl der Zähne an dem Oberrande des Rostrum.

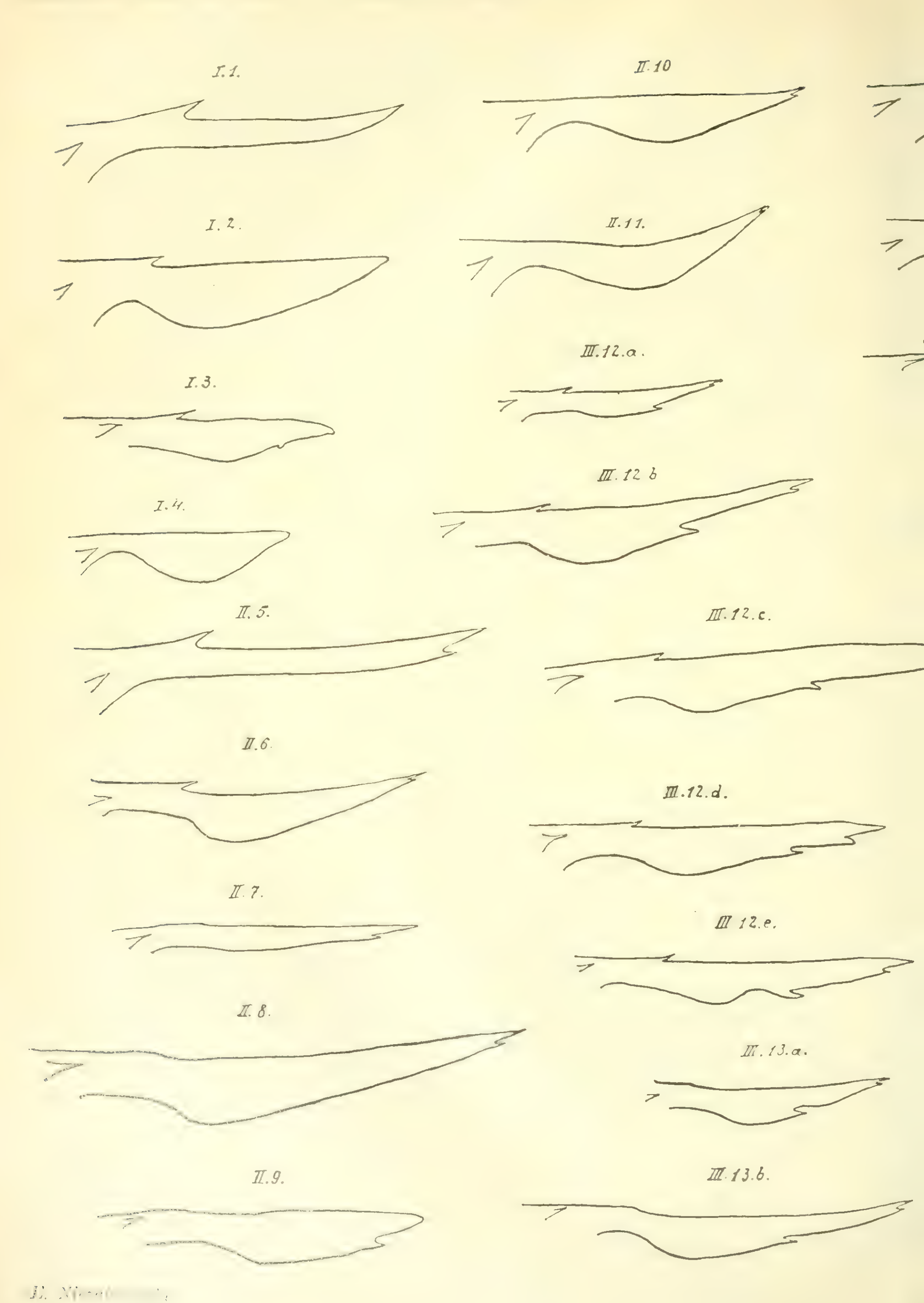
Form	Triest	Neapel	Messina	Villefranche-sur-Mer
1. Der Oberrand mit einem Nebenzahn versehen.				
III. 21	0·18%			
III. 22 a, b	0·56%			
III. 23 a, b	0·30%	0·11%		
III. 24	4·00%			
IV. 28	0·76%			
IV. 29	1·50%			
IV. 30 a	1·80%			
IV. 30 b	1·70%			
IV. 33	0·18%			
IV. 43	0·18%			
IV. 44	5·50%			
IV. 45 a, b	0·75%			
Zusammen	17·41%	0·11%		
2. Der Oberrand mit zwei Nebenzähnen versehen.				
IV. 31	0·18%			
Zusammen	0·18%			
3. Der Oberrand mit drei Nebenzähnen versehen.				
IV. 32	0·18%			
Zusammen	0·18%			

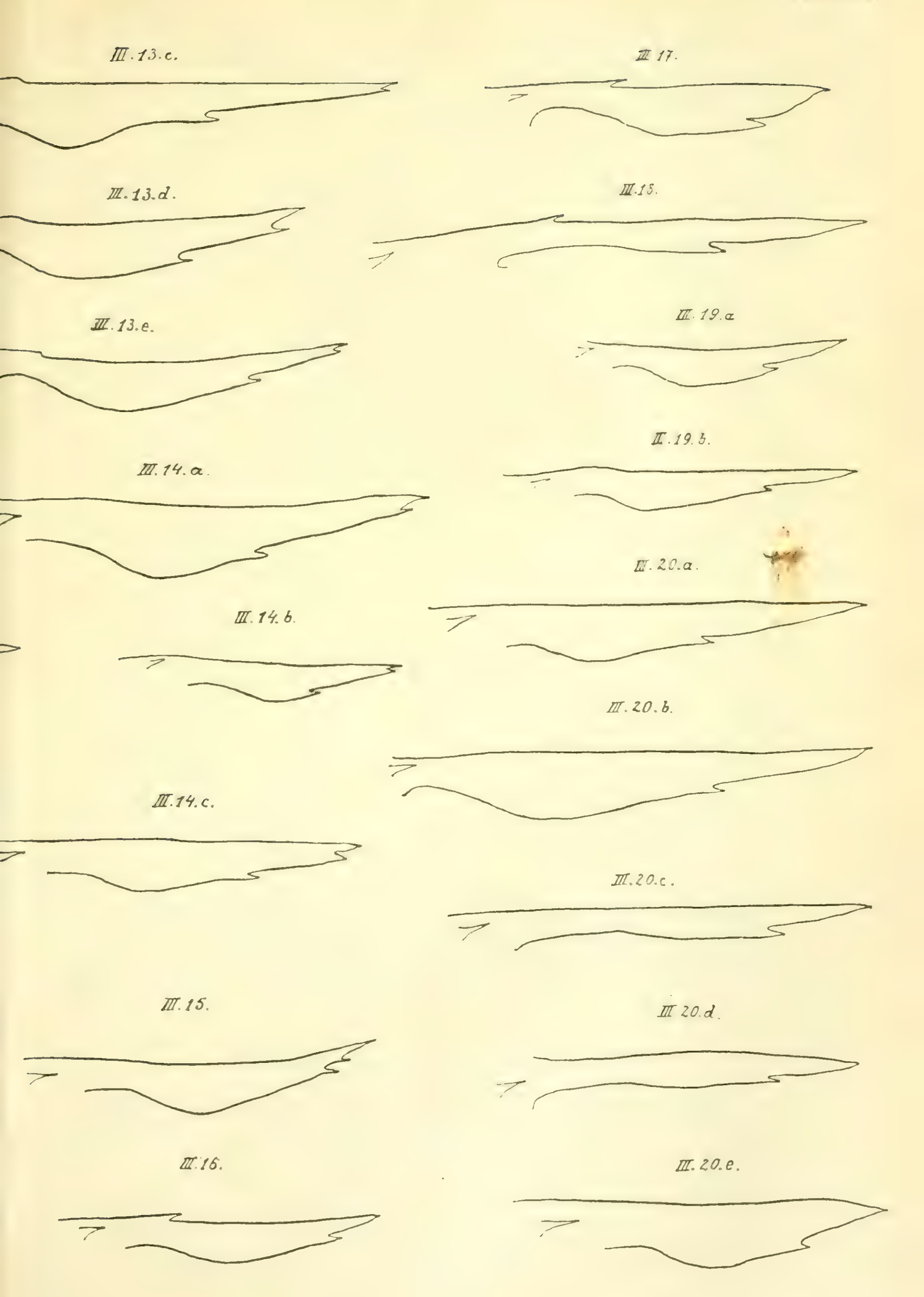
Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die mit vermehrter Anzahl der Zähne des Oberrandes versehenen Individuen fast ausschließlich in Triest, also dem östlichsten Fundorte von allen von mir untersuchten vorkommen. Sie erinnern auch teilweise an die von W. Czerniawski aus dem Schwarzen Meere als *Virbius tenuirostris* (Fig. 4 A) beschriebenen Formen.

b. Die Formen mit einer vergrößerten Anzahl der Zähne am Unterrande des Rostrum.

Form	Triest	Messina	Neapel	Villefranche-sur-Mer
1. Der Unterrand mit vier Zähnen versehen.				
IV. 33	0·18%			
IV. 34 a, b, c	3·80%	16·00%	1·40%	0·40%
IV. 36 a, b, c, d	0·57%		0·22%	0·10%
IV. 38 a, b				0·10%
IV. 39				0·10%
IV. 42 a, b, c, d	1·50%			0·30%
IV. 47 a, b	0·17%		0·11%	
IV. 49			0·11%	0·10%
IV. 50				0·10%
Zusammen . .	6·22%	16·00%	1·84%	1·20%
2. Der Unterrand mit fünf Zähnen versehen.				
IV. 35	0·18%	0·76%		
IV. 37				0·10%
Zusammen . .	0·18%	0·76%		0·10%
3. Der Unterrand mit sieben Zähnen versehen.				
				0·10%
Zusammen . .				0·10%

Aus den angeführten Zahlen folgt, daß die größte Zahl der mit vermehrten Zähnen des Unterrandes versehenen Individuen in Messina, also dem südlichsten, und dann in Triest, also dem östlichsten von den von mir untersuchten Fundorten vorkommt. Im letzten Falle haben wir es also mit einem ähnlichen Befund zu tun wie in dem mit vermehrter Zahl der Zähne des Oberrandes des Rostrum.


I. 1.
I. 2.
I. 3.
I. 4.
II. 5.
II. 6.
II. 7.
II. 8.
II. 9.
II. 10
II. 11.
III. 12. a.
III. 12 b
III. 12. c.
III. 12. d.
III 12. e.
III. 13. a.
III. 13. b.


III.13.c.
III.13.d.
III.13.e.
III.14.a.
III.14.b.
III.14.c.
III.15.
III.16.
III 17.
III.18.
III.19.a
II.19.b.
III.20.a.
III.20.b.
III.20.c.
III 20.d.
III.20.e.

c. Die Formen mit nicht entwickeltem Endzahne.

Die Form	Triest	Messina	Neapel	Villefranche-sur-Mer
III. 16			0·34%	0·20%
III. 17	0·18%			
III. 18	3·00%			
III. 19	0·18%			0·10%
III. 20	4·00%		1·30%	0·15%
III. 21	0·18%			
III. 22	0·56%			
III. 23	0·30%		0·11%	
III. 24	4·00%			
IV. 29	1·50%			
IV. 30 a	0·18%			
IV. 30 b	1·80%			
IV. 31	0·18%			
IV. 41	3·60%			3·60%
IV. 42	1·50%			0·30%
IV. 43	0·18%			
IV. 44	5·50%			
IV. 45	0·75%			
IV. 46	0·56%	0·38%	0·11%	2·60%
IV. 47 a, b	0·18%		0·11%	
IV. 48	4·78%		1·80%	2·00%
IV. 49			0·11%	0·10%
IV. 50				0·10%
Zusammen	33·11%	0·38%	3·88%	9·15%

Aus dieser Tabelle ersieht man, daß die Perzentzahl der Individuen mit fehlendem Endzahn im Osten, also in Triest, am größten ist und gegen Süden und Westen abnimmt, und zwar viel stärker in südlicher als in westlicher Richtung.

Zusammenstellung der Resultate.

Meine Untersuchungen über die Form des Rostrum bei *Hippolyte prideauxiana* Leach haben gezeigt:

1. Jedes Individuum dieser Art verändert im Laufe seiner Entwicklung von der Geburt bis zur geschlechtlichen Reife viermal die Gestalt des Rostrum.

2. Die Individuen dieser Art verändern je nach der Jahreszeit die Gestalt des Rostrum, und zwar in dreifacher Form.

3. Diese Art zeigt eine große Neigung zur Variation, welche entweder in dem Auftreten überzähliger Nebenzähne des Ober- und des Unterrandes des Rostrum oder im Fehlen des Endzahnes besteht.

4. Die Neigung zur Bildung von überzähligen Zähnen am Ober- oder Unterrande des Rostrum wächst bei den Individuen in der Richtung ihrer Verbreitung von Westen nach Osten.

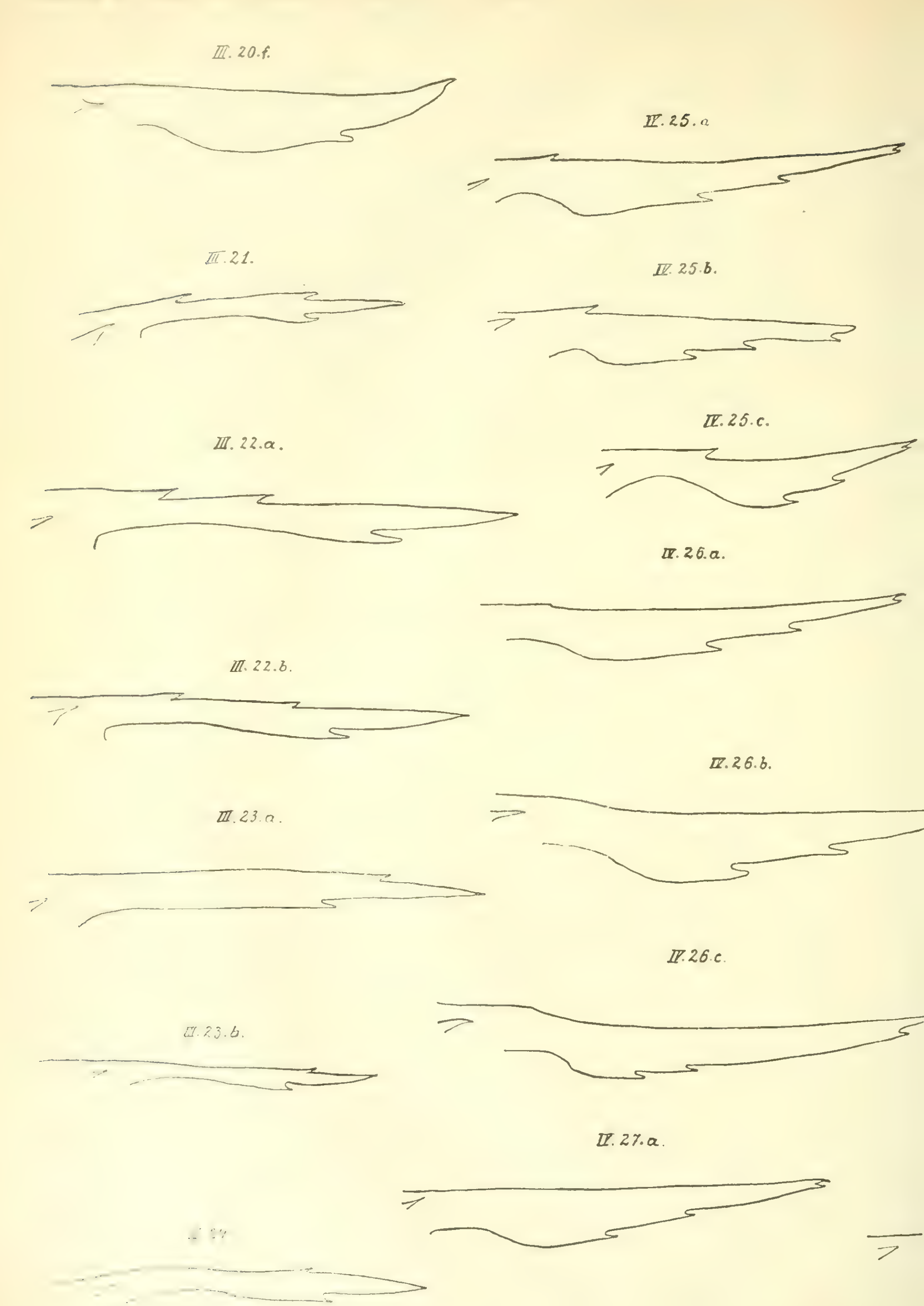
5. Die Neigung zum Verschwinden des Endzahnes ist umso mehr ausgeprägt, je weiter wir nach Osten gehen, und desto geringer, je mehr wir nach Süden vordringen.

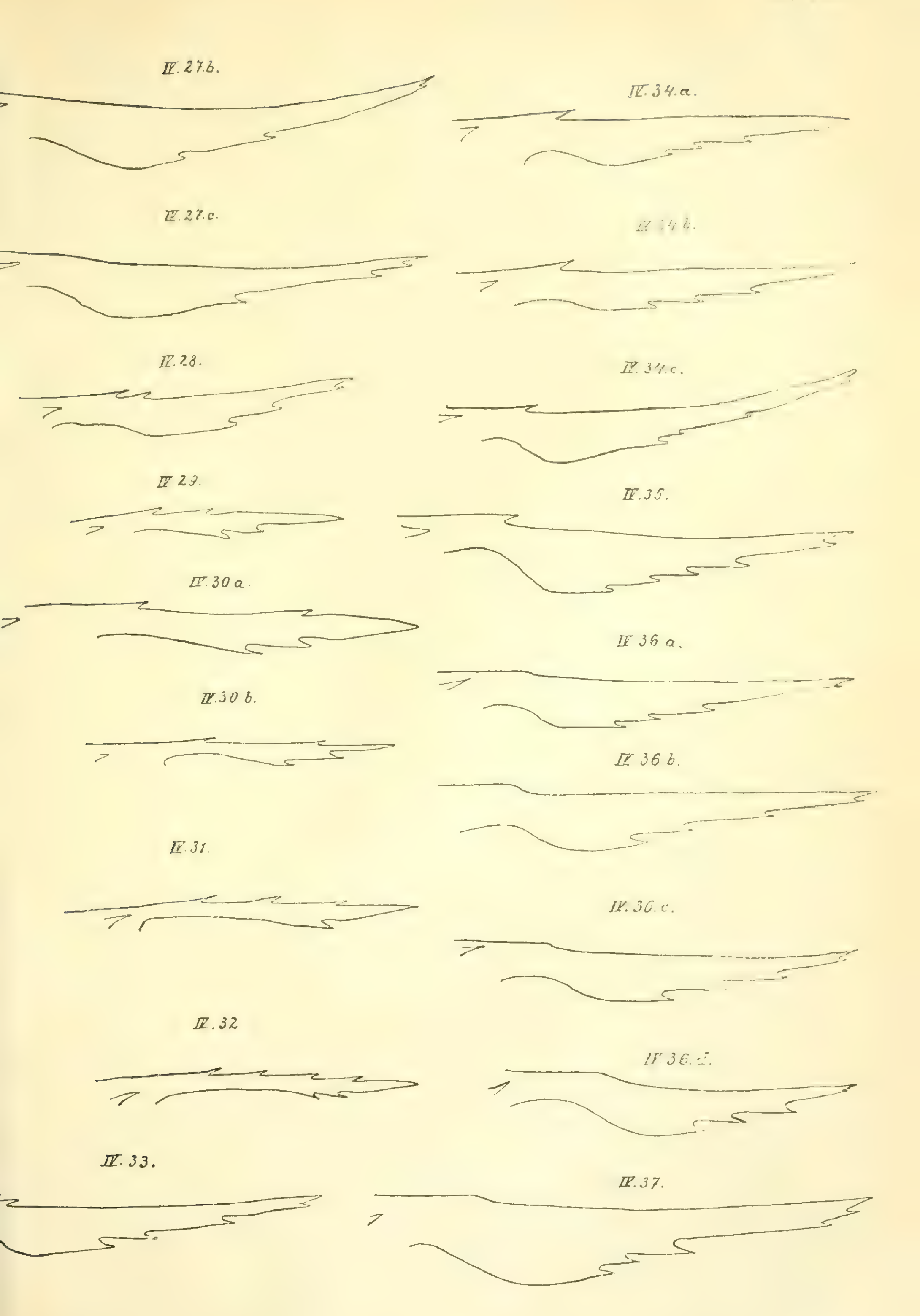
Erklärung der Tafeln XLIV—XLVI.

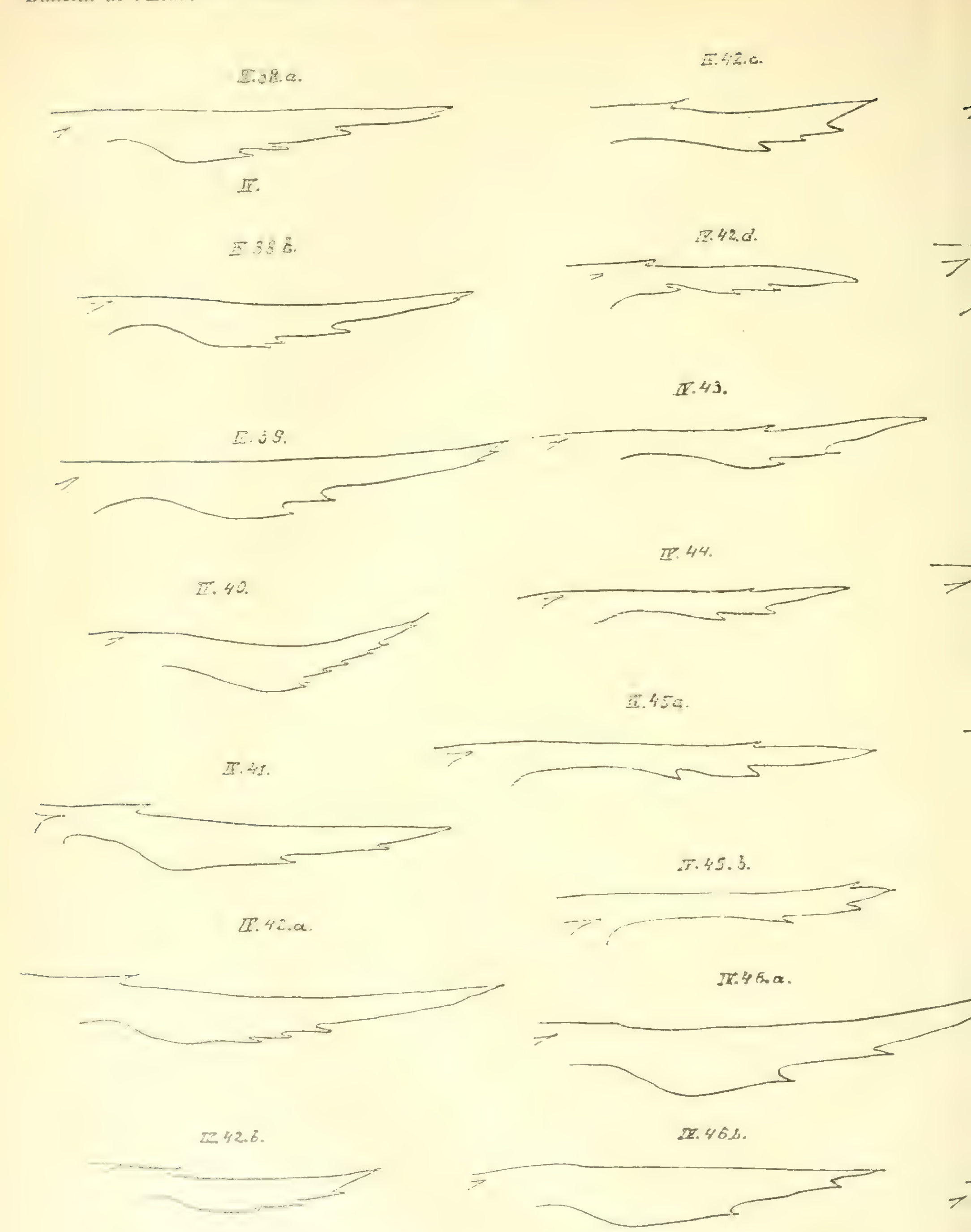
Die Figuren I bis IV. 51 stellen das Rostrum von *Hippolyte prideauxiana* Leach von folgenden Fundorten dar:

I. 1, Neapel; I. 2, Messina, I. 3 u. 4 Villefranche-sur-Mer; I. 5, Neapel; II. 6, Messina; II. 7, Villefranche-s.-M.; II. 8, Triest; II. 9—III. 12 *c*, Villefranche-s.-M.; III. 12 *d*, Triest; III. 12 *e* u. III. 13 *a* bis *d*, Villefranche-s.-M.; III. 13 *e*, Triest; III. 14—16, Villefranche-s.-M.; III. 17 u. 18 Triest; III. 19 *a*, Villefranche-s.M.; III. 19 *b*, Triest; III. 20 *a*, *b*, Villefranche-s.-M.; III. 20 *c*, Triest; III. 20 *d*, Neapel; III. 20 *e*, *f*, Villefranche-s.-M.; III. 21 u. III, 22 *a*, *b*, Triest; III. 23 *a*, Neapel; III. 23 *b* u. 24, Triest; IV. 25 *a* Villefranche-s.-M.; IV. 25 *b*, Triest; IV. 25 *c* Villefranche-s.-M.; IV, 26 *a*, Triest, IV. 26 *b* bis IV 27 *c*, Villefranche-s.-M.; IV. 28 bis IV. 34 *a*, Triest; IV. 34 *b* u. *c*, Villefranche-s.-M.; IV. 35, Messina; IV. 36 *a*, Triest; IV. 36 *b*, Villefranche-s.-M.; IV. 36 *c*, Triest; IV. 36 *d* bis IV 47 *c*, Villefranche-s.-M.; IV. 47 *d* bis IV. 45 *b*, Triest; IV. 46 *a* u. *b*, Villefranche-s.-M.; IV. 46 *c*, Triest; IV. 46 *d* u. *e*, Villefranche-s.-M.; IV. 47 *a*, Neapel; IV. 47 *b* Triest; IV. 48 *a* bis *c*, Villefranche-s.-M; IV. 48 *d* u. *e*, Triest; IV. 48 *f* bis IV, 50, Villefranche-s.-M.; IV. 51, Triest.

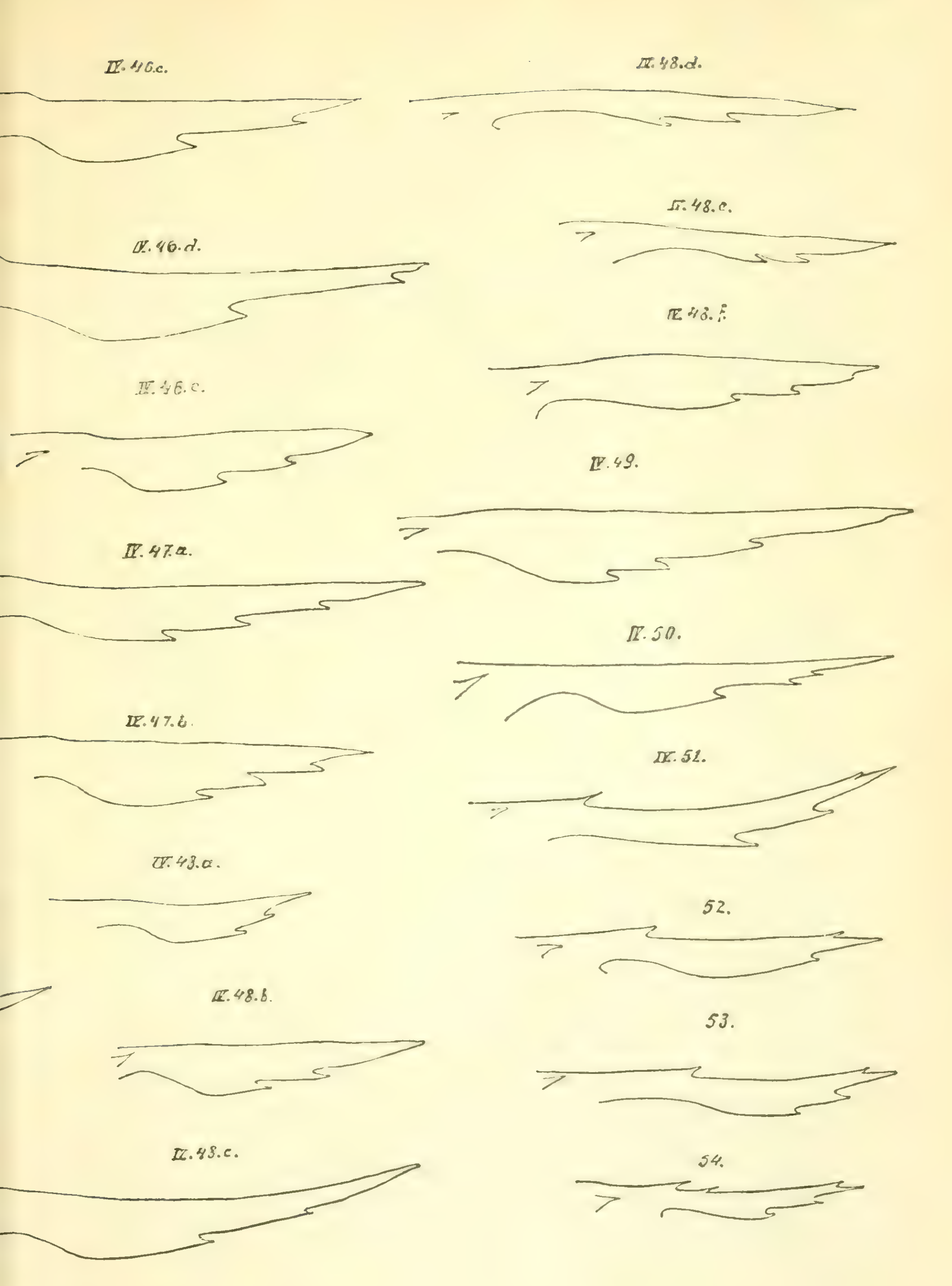
Fig. IV. 52 bis IV. 54: Rostrum von *Hippolyte varians* Leach von Neapel.


III. 20.f.
IV. 25. a
III. 21.
IV. 25.b.
IV. 25.c.
III. 22.a.
IV. 26.a.
III. 22.b.
IV. 26.b.
III. 23.a.
IV. 26.c.
III. 23.b.
IV. 27.a.


IV. 27.b.
IV. 27.c.
IV. 28.
IV. 29.
IV. 30 a.
IV. 30 b.
IV. 31.
IV. 32
IV. 33.
IV. 34.a.
IV. 34.c.
IV. 35.
IV. 36 a.
IV. 36 b.
IV. 36. c.
IV. 37.



E. Niezabitowski.


IV. 46.c.
IV. 46.d.
IV. 46.e.
IV. 47.a.
IV. 47.b.
IV. 48.a.
IV. 48.b.
IV. 48.c.
IV. 48.d.
IV. 48.e.
IV. 48.f.
IV. 49.
IV. 50.
IV. 51.
52.
53.
54.

Materyały do paleozoologii dyluwialnych ssawców Ziem Polskich. Część III. Szczątki suhaka (Antilope saiga) z jaskini Maszyckiej pod Ojcowem. — Materialien zur Paläozoologie der diluvialen Säugetiere Polens. T. III. Reste einer Saiga-Antilope aus der Maszycka-Höhle bei Ojców.

Mémoire

de M. *E. KIERNIK*,

présenté par M. H. Hoyer m. c. dans la séance du 1 Juillet 1912.

(Planche XLVII).

Das Vorkommen der Reste der Saiga-Antilope im polnischen Diluvium war bisher fast gar nicht bekannt. Die Reste, welche Gottfried Ossowski im J. 1885 in der Maszycka-Höhle ausgegraben, und ein fraglicher Hornansatz, welchen seinerzeit Roemer in der Wierzchowska-Höhle ebenfalls in der Umgebung von Ojców gefunden hat, waren und sind noch bis jetzt die einzigen geblieben, wenn wir von den von Nehring im Danziger Provinzial-Museum gefundenen und beschriebenen Schädelfragmenten dieser Antilope absehen.

Der von Roemer in der Wierzchowska-Höhle ausgegrabene Hornstuhl, den er als zu Saiga angehörig bestimmt, dabei aber mit einem Fragezeichen versehen hat, befindet sich jetzt in der Breslauer Sammlung, die viel reicheren Reste, welche uns die Ausgrabungen Ossowski's lieferten, sind samt allen archäologischen Fundstücken, welche aus derselben Höhle stammen, in der archäologischen Sammlung der hiesigen Akademie der Wissenschaften aufbewahrt.

Mit der Bearbeitung der diluvialen Säugetierfauna Polens und mit der Vorbereitung des entsprechenden Materials zu einer monographischen Darstellung derselben beschäftigt, mußte ich die vorhandenen Sammlungen durchsehen und größtenteils von neuem bearbeiten, da die darin kollektionierten Objekte entweder gar nicht

oder in zweifelhafter Weise bestimmt wurden. Als Resultate dieser Revision habe ich schon zwei Aufsätze in polnischer Sprache über *Cervus euryceros* publiziert (Kosmos, Lemberg 1911, 1912), denen sich folgende Abhandlung als weiteres Glied anreiht.

Bevor ich die betreffenden Saiga-Reste bespreche, will ich zunächst in kurzen Worten die Umgebung und die archäologisch-faunistische Charakteristik aller Umstände schildern, unter welchen diese Reste gefunden wurden. Es hat zwar schon Woldřich in Zusätzen zu der Arbeit Brandt's: „Diluviale europäisch-nordasiatische Säugetierfauna und ihr Verhältnis zum Menschen“ in lapidarer Form über diese Reste berichtet, ich glaube aber, daß es doch nötig und nützlich sein wird, die Reste einer erneuten gründlichen Revision zu unterziehen, sie mit anderen aus Nachbarländern stammenden Funden zu vergleichen und, wenn möglich, die Zeitperiode, welcher sie angehören, genauer zu bestimmen. Die bloße Konstatierung, daß sie diluvial sind, wie es Ossowski und Woldřich getan hatten, genügt doch nicht, sowohl deshalb, da die Quartärperiode geologisch und noch mehr faunistisch gar nicht einheitlich ist, wie auch ganz besonders aus zoogeographischen Gründen. Dazu ist uns aber nicht nur eine genaue Kenntnis der Reste selbst im vergleichenden Sinne, sondern eben auch die Kenntnis von der Umgegend sowie allen Begleitumständen erforderlich, unter denen die Reste gehoben wurden.

Die Maszycka-Höhle gehört zu einem Komplex von Höhlen, die zu beiden Seiten des Prądnik-Baches liegen und im weißen Jurakalk ausgewaschen sind. Sie liegt 1 km weit von dem Dorfe Maszyce, ungefähr 3 km von Ojców entfernt, und befindet sich am Gipfel des Maszycka-Berges, 150 m über dem Niveau des Baches. Die ganze Höhle besteht aus zwei miteinander zusammenhängenden Kammern, zu welchen zwei Eingänge führen. Der eine ist horizontal gelegen und befindet sich am Abhange des Berges, der andere vertikale, zur zweiten Kammer führende ist 10 m lang und $1^1/_2$—2 m breit und liegt am Gipfel. Durch diesen vertikalen Gang sind wahrscheinlich die in der Höhle gefundenen Reste durch das Wasser in dieselbe hineingeschwemmt worden, wie dies der Fund eines Bisonschädels beweist, welcher noch in diesem Kamin stecken geblieben war und dort gefunden wurde.

Der felsige Boden der Höhle war mit einer Schicht von humusartiger Erde von verschiedener Dicke bedeckt, unter welcher eine zweite 1·5 m dicke Lößschicht angeschwemmt war. In dieser zweiten Schicht, die Ossowski mit dem Buchstsben *c* bezeichnet, fand er verschiedene Steingeräte, bearbeitete und schön geschnitzte Knochen und Fragmente menschlicher Schädel und diluvialer Tiere.

Was nun die archäologischen Funde anbelangt, so gehören sie einer der jüngsten Perioden der Diluvialzeit, nämlich der letzten paläolithischen Periode, d. sog. Magdalenienepoche der archäologischen Zeitrechnung an.

Die Fauna, welche mit den Saigaresten gefunden wurde und welche absolut diluvial ist, besitzt einen sehr gemischten Charakter und besteht nach Ossowski's Zusammenstellung aus folgenden Tierformen:

Elephas primigenius
Rhinoceros tichorrhinus
Equus caballus fossilis
Equus caballus fossilis (eine sehr kleine Rasse)
Hyaena crocuta var. *spelaea*
Ursus spelaeus
Ursus arctos
Bison priscus
Bos primigenius
Cervus alces fossilis
Cervus elaphus fossilis
Cervus tarandus
Antilope Saiga
Vulpes vulgaris foss. Woldřich
Mustela foina
Lepus timidus
Gallus domesticus foss. Woldřich (sic!)
Lagopus?

Alle diese Knochen wurden in der Höhle zerstreut gefunden. Von allen Arten haben sich nur Fragmente erhalten, kein einziges Skelett wurde ganz gefunden, deshalb kam auch Ossowski zu dem ganz gerechtfertigten Schluß, daß die Reste in die Höhle entweder durch Wasser hineingeschwemmt, oder auch vom Menschen hingebracht worden sein könnten.

Ich habe die obige Liste der Fauna ganz wörtlich nach Ossow-

ski angegeben und will hier darüber weder weiter diskutieren, noch mich, wenigstens jetzt, mit den fraglichen Resten eines *Gallus domesticus fossilis* und mit der *Mustela foina*, welche Ossowski polnisch als „Eichhörnchen“ bezeichnet, beschäftigen; ich erwähne sie nur deshalb, da aus denselben die Unsicherheit der Bestimmung und die Notwendigkeit einer Revision dieser Reste klar hervorgeht.

Die Saiga-Reste aus der Maszycka-Höhle bestehen aus einem sehr gut erhaltenen Schädelfragment, drei Fragmenten des Unterkiefers, einigen losen unteren Backenzähnen, einem Metacarpus, einem Calcaneus und einer Fingerphalange. Ossowski schreibt sie drei Individuen zu, was mir aber doch irrig zu sein scheint, denn wenn wir schon den Schädel, eine Mandibel, den Metacarpus und den Calcaneus als zueinander gehörende Knochen ansehen, was wegen des verschiedenen Aussehens derselben sehr fraglich ist, so beweisen die anderen Reste, daß sie wenigstens von 3 Individuen stammen. Diese Meinung findet ihre Stütze in dem verschiedenen Grade der Abkauung der Zähne.

Gehen wir jetzt zur genaueren Beschreibung dieser Reste über, indem wir mit dem Schädelfragment anfangen. Dasselbe besteht aus dem vollkommen erhaltenen Gehirnschädel, auf welchem die mehr hervortretenden Teile, wie alle Fortsätze, die Paukenhöhle u. s. w. abgebrochen sind. Von den Augenhöhlen haben sich nur ihre oberen Umrandungen erhalten, die für den Schädel der Saiga-Antilope durchaus charakteristich sind, indem sie stark nach auswärts hervorragen. Auf dem Stirnteil, welcher übrigens bis zur Linie, die die beiden Foramina supraorbitalia verbindet, erhalten ist, sehen wir einen knöchernen Wulst, welcher über die Kronen- und Stirnnaht hinwegläuft. Infolge dieses Wulstes entsteht zwischen ihm und den beiden knöchernen Hornblasen eine doppelte Vertiefung, welche kein anderes Tier besitzt und welche deswegen für *Antilope Saiga* ein spezifisches Merkmal bildet.

Die beiden knöchernen Hornzapfen sind fast gar nicht beschädigt. Der rechte hat eine Länge von 125·5 mm, der linke, von dem an seinem Ende ein Stückchen abgebrochen ist, mißt 121 mm. Sie entspringen lateralwärts von dem Schädel, zwischen der Kronennaht und dem Foramen supraorbitale und werden in ihrer äußeren Hälfte schon von den stark nach auswärts ragenden Augenhöhlenrändern

unterstützt. Von vorne betrachtet, divergieren sie schwach nach außen, was sich übrigens aus den Maßen ihrer Entfernungen zwischen den Basen und zwischen den Enden klar ergibt. Der Abstand beträgt an der Basis nur 51 mm, während die Spitzen schon um 138 mm voneinander entfernt liegen (Siehe Fig. 1). Von den Seiten betrachtet, weisen sie einen schwach bogenförmigen Verlauf nach hinten auf, wie dies wiederum die Maße 27 und 29 der folgenden Tabelle zeigen, von welchen das erstere der Länge des knöchernen Hornzapfens an der vorderen konvexen Seite entspricht, während das andere seine Höhe in der von der Spitze bis zum Niveau seiner Basis gezogenen Senkrechten gemessen, angibt. Der Unterschied zwischen diesen beiden Dimensionen beträgt nur 7 mm, was auf eine fast senkrechte Stellung der Zapfen mit einer sehr leichten nach hinten gerichteten Krümmung hinweist (vergl. Fig. 2).

Die bis 13 mm hohen, vom Stirnbeine ausgehenden Hornhöcker sind ganz glatt und entsprechen in ihrem ganzen Aussehen den übrigen Teilen des Stirnbeins, dagegen verschmälern sich die über diesen Stirnhöckern gelegenen Hornzapfen nach ihrem Ende zu und sind mit länglichen, von oben nach unten verlaufenden, ziemlich tiefen Furchen versehen.

Der Gesichtsteil ist, wie in allen bisher gefundenen und beschriebenen Schädelresten der Saiga, verloren gegangen.

Indem ich noch bemerke, daß der ganze äußere Habitus dieses Fragmentes, sowohl seiner Farbe wie auch dem Fossilisationszustande nach allen übrigen Knochen derselben Gegend, welche sicherlich diluvial sind, vollkommen entspricht, und daß infolgedessen das diluviale Alter gar nicht in Frage kommen kann, nehme ich von einer weiteren genaueren Beschreibung Abstand und verweise im übrigen auf die beigefügten Figuren.

Wir können somit konstatieren, daß dieser Schädelrest wirklich der *Antilope Saiga* angehört und daß die Existenz dieser Antilope im Diluvium Polens, und zwar im Westen des ehemaligen polnischen Königreichs sicher ist.

Die nun folgenden Maßangaben vervollständigen die oben angeführte Beschreibung und ermöglichen zugleich einen Vergleich mit einem anderen Schädelfragment desselben Tieres, welches aus dem Diluvium Böhmens stammt und welches in meiner Arbeit über die diluvialen Säugetiere aus der Umgebung von Prag, die in nächster Zeit erscheinen wird, genauer behandelt werden soll.

Maßaufnahmen im mm.

O. Z.	Bestimmung der Aufnahme	Saiga aus Maszyce	Saiga aus Böhmen
1.	Höhe des Foramen magnum	20·5	19·5
2.	Breite des Foramen magnum, dort, wo die Hinterhauptshöcker einander am nächsten stehen	18·5	19·5
3.	Breite des Foramen magnum, dort, wo die Hinterhauptshöcker dem Planum nuchale anliegen	22	22
4.	Entfernung zwischen den äußersten Rändern der Condyli occipitales	45·5	56?
5.	Entfernung zwischen den äußeren Rändern der Basis der Processus jugulares	62?	66?
6.	Größte Höhe des Schädels, von dem tiefsten Punkte der Basis cranii (Tub. pharyng.) bis zu dem höchsten Punkte des Schädeldaches	59	65·5?
7.	Entfernung vom oberen Rande d. For. magnum bis zur Crista occipitalis in der Sagittallinie	35	33
8.	Länge der Ossa parietalia, längs der Sut. sagittalis	43	45
9.	Entfernung zwischen d. Crist. occip. und der Sut. lambdoidea	12	12
10.	Breite des Schädels in der Temporalgrube, in den temporo-parietalen Nähten . .	70·5	74?
11.	Breite des Schädels in der Temporalgrube, hinter den Hornzapfen	70·5	72
12.	Breite der Stirn zwischen den oberen Rändern der Augenhöhlen	123?	
13.	Entfernung zwischen den äußersten Punkten der Augenhöhlen	129	
14.	Enfernung zwischen den For. supraorbit.	48	52
15.	Breite des Basioccipitale hinter den Cond. occip.	24·5	
16.	Entfernung der Tubera pharyngea voneinander	30	30?
17.	Entfernung der For. ovalia voneinander	25	
18.	" " " rotunda + Fissurae orbitales voneinander	13·5	
19.	" " " optica "	20·5	
20.	" " Intraorbitalöffnungen .	57·5	
21.	Breite der Stirn hinter den Hornzapfen .	99	

O. Z.	Bestimmung der Aufnahme	Saiga aus Maszyce	Saiga aus Böhmen
22.	Kleinste Entfernung der Hornzapfen voneinander, gemessen an den inneren Seiten dort, wo die Furchen anfangen .	51	
23.	Abstand zwischen den Hornenden . . .	138	
24.	Wie 22, nur an den äußeren Seiten . .	110	
25.	Umfang des rechten Hornes	102	
26.	,, ,, linken ,, ...	102	
27.	Länge des rechten Hornes auf der konvexen Seite gemessen	125·5	
28.	Länge des linken Hornes auf der konvexen Seite gemessen	121	
29.	Höhe des Hornes	118	
30.	Breite des Basioccipitale hinten . . .	29	33
31.	,, ,, Basisphenoidale vor den Tuber. pharyng.	22	24
32.	Länge dieses Abschnittes (30+31) . .	35	33

Aus diesen Maßangaben und aus direkter Vergleichung, die ich hier nicht weiter durchführen will, geht hervor, daß die beiden Schädelfragmente einer und derselben Tierspezies angehören und daß außer einigen Unterschieden, welche sich in etwas größeren Dimensionen des böhmischen Schädels und ebenso in kleinen Differenzen in der Gestalt der Basioccipitalia derselben äußern, keine durchgreifenden und auf verschiedene Arten oder Varietäten deutenden Abweichungen zwischen diesen zwei Schädeln bestehen. Die zwei Saigaschädelfragmente gehören also einer und derselben Spezies an und sind in taxonomischer Richtung ganz miteinander und, um es gleich zu sagen, mit den rezenten Saigas identisch. Ich hebe dies deswegen so nachdrücklich hervor, da, wie wir wissen, Nehring eine besondere diluviale Art der Saiga-Antilope aufgestellt hat, die sich unter dem Namen „*Saiga prisca* Nehring“ in der Literatur und im Verzeichnis der diluvialen Säugetiere Mitteleuropas bis jetzt erhalten hat.

Nehring berief sich auf einige Unterschiede in der Schädelkonfiguration und auf die Anwesenheit des Pm_2 (Pm_3 Hensel [1])

[1]) Die in Klammern gefaßten Worte „Pm_3 Hensel“ beziehen sich auf die

im Unterkiefer seiner *Saiga prisca*, welcher Zahn bei den rezenten Saigas fehlen soll, und glaubt daraufhin berechtigt zu sein, seine neue Spezies begründen zu können. Ob er aber dazu berechtigt war, wollen wir erst später besprechen, nachdem wir auch die anderen Reste dieser Antilope aus der Maszycka-Höhle kennen gelernt haben.

Wie ich schon früher bemerkt habe, hat Ossowski auch einige Unterkieferfragmente und lose untere Backenzähne gefunden, welche er auch als zur Saiga angehörig bestimmte. Und in der Tat beweist die ganze Gestalt der Zähne, die Beschaffenheit ihrer lateralen Seiten und der Kauflächen, dann die schiefe Einstellung der Zähne gegeneinander vollkommen die Richtigkeit der Bestimmung. Da wir Photographien beischließen, können wir von einer genaueren Beschreibung absehen. Die Figuren 3 und 4 stellen lose Zähne in ihrer richtigen Reihenfolge dar und die Fig. 5, 6, 7, 8 die anderen Unterkieferfragmente mit vollständigem Gebiß, von oben und seitwärts gesehen.

Alle diese Unterkiefer gehören schon älteren Individuen an, welche jedenfalls den Zahnwechsel schon seit längerer Zeit überstanden haben, so daß sie schon definitives Gebiß besitzen und, wie wir aus den Photographien sehen können, alle der zweiten Prämolaren entbehren. Auf einem der Unterkiefer, welcher sich bis zur Symphyse erhalten hat, können wir sogar bei genauester Betrachtung keine Spur von dem Pm_2 oder dessen Alveole finden. Der Rand der Mandibel ist vom Pm_3 angefangen bis zur Alveole des vierten Incisivus, oder besser des Caninus, ganz scharf und einheitlich.

Die quantitativen Verhältnisse dieser Zähne zu den von Gaudry und Nehring beschriebenen illustriert die folgende Zusammenstellung, in welcher die Maßangaben der Saiga von Rochebertier auf Grund der Werte, welche ich auf der Zeichnung 6, T. XIII des Gaudry'schen Werkes gemessen und erhalten habe, eingeführt wurden.

(Sieh Tabl. Seite 989).

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die Saiga von Rochebertier die kleinsten Zähne besaß und daß die Zähne von

andere Art der Prämolarenbezeichnung, nach welcher der letzte Prämolar in der Reihe mit Pm_1, der vorletzte mit Pm_2 und der drittletzte mit Pm_3 bestimmt wird.

O. Z.	Bestimmung der Maßaufnahme	Gaudry	S. prisca Nehring	Maszycc 1	2	3	4
1.	Länge der Zahnreihe . .	61·5	za. 78				
2.	„ „ M_1, M_2, M_3 zusammen	50	57·5	56	52	57	
3.	Länge der M_1, M_2 . . .	26	30	31	28	31	
4.	„ von P_3—M_3 . . .	63	74	74			
5.	„ von P_2—M_2 . . .		60				
6.	„ von P_3	6·5	8	8			
7.	„ des P_4	6·5	10	11·5	10·5	10·5	
8.	„ „ M_1	12	13	14	13·5	14	16
9.	„ „ M_2	14·5	17	18	15·5	19	
10.	„ „ M_3	24	28	26	26	26·5	

Saiga prisca denen des Exemplars aus der Maszycka-Höhle mit Ausnahme des M_3, welcher bei der ersteren am größten ist, bezüglich ihrer Größe entsprechen. Jedenfalls sind diese Größenunterschiede nicht so groß, daß sie sich nicht in den Rahmen derselben Art einfügen ließen. Auf den Unterschied dagegen, welcher sich im Bestehen des Pm_2 im Unterkiefer der *Saiga prisca* und dem vollständigen Fehlen desselben bei allen anderen Saigafunden äußert, werden wir später zurückkommen.

Wir wollen jetzt die Beschreibung der anderen Saigafragmente aus der Maszycka-Höhle fortsetzen.

Außer den bisher erwähnten Unterkieferfragmenten habe ich im Materiale von Ossowski noch ein Fragment gefunden, welches bloß aus dem Ramus ascendens mandibulae mit beschädigtem Processus coronoideus besteht. Ossowski hat dasselbe ebenfalls der Saiga zugeschrieben. Dieses Fragment unterscheidet sich aber wesentlich, was seinen Erhaltungszustand anbetrifft, von den übrigen Unterkieferresten. Während die letzteren trotz ihrer Fossilisation noch immer ihre frische weiße Farbe erhalten haben, ist der erstere graufarben, obwohl er im Innern sich in demselben Zustande der Fossilisation befindet wie die übrigen Knochen derselben Höhle.

Was die Richtigkeit der Bestimmung dieses Stückes anbelangt,

so ist es nicht so einfach, dieselbe auf Grund eines solchen Fragments zu begründen. Daß es sich hier um einen Artiodaktylen handelt, unterliegt wohl keinem Zweifel, auch dürfte die Annahme zutreffen, daß das Tier seiner Größe nach beinahe einer Saiga entsprechen könnte. Ob es aber von einer Saiga stammt, ist zweifelhaft. Denn, wenn ich den Umriß des hinteren Teiles, also den der Pars angularis dieses Mandibelfragmentes mit den entsprechenden Unterkieferzeichnungen der Saiga-Antilope, welche Leche in seiner Arbeit über die von Sven Hedin in Zentral-Asien gesammelten Säugetiere (S. 41, F. 53 u. 54) gibt, und mit der Abbildung, welche E. Hue in seinem Werke, pl. 69, F. A gibt, vergleiche, so bemerke ich einige Unterschiede im Verlaufe dieses Abschnittes der erwähnten Mandibeln, während zwischen dem aus der Maszycka-Höhle stammenden Stücke und der Photographie des Unterkiefers von *Pantholops hodgsoni* die größte Übereinstimmung herrscht. Auch die Dimensionen dieses Stückes stimmen mit denen der *Pantholops*-Mandibel viel besser überein als mit den für die Saiga-Mandibel erhaltenen. Während ich die Höhe des Ramus ascendens der Mandibel aus der Maszycka-Höhle auf 91·5 mm bestimmte, ergaben die an Leche's naturgetreuen Abbildungen ausgeführten Messungen folgende Werte für die entsprechenden Mandibeln: für *Pantholops* 45·5 mm und für die erwachsene Saiga 36 mm. Da nun die Abbildungen bei Leche bis zur Hälfte reduziert sind, so erhalten wir als absolute Werte für *Pantholops* 91 mm und für die Saiga nur 72 mm. Nun sehen wir, daß auch die Dimension der betreffenden Mandibeln mit der des *Pantholops* besser übereinstimmt und, da der Umriß der Pars angularis des Unterkiefers für die Artiodaktylen ziemlich konstant und charakteristisch ist, da er weiter den Umrissen des entsprechenden Teiles der Mandibeln des Schafes, der Ziege, des Rehes und des Damhirsches ganz unähnlich ist, so drängt sich von selbst die Frage auf, ob es nicht möglich wäre, daß wir es hier mit einem Unterkiefer von *Pantholops* zu tun haben. *Pantholops* lebt heute zwar nur auf dem tibetanischen Hochplateau und ist in fossilem Zustande ebenfalls nur aus dem Pliozän von Tibet bekannt. Zwar hat man ihn bis jetzt nirgends westlich von Tibet in Diluvialschichten gefunden, doch kann dieser Umstand nicht als Grund gegen die Annahme gelten, daß der *Pantholops* früher eine viel größere Verbreitung besaß als jetzt. Fehlen uns doch Reste von *Elasmotherium* aus dem

ganzen Gebiete, welches zwischen Südrußland und der Rheingegend liegt, und trotzdem besteht kein Zweifel darüber, daß die aus diesen weit voneinander entfernten Orten stammenden Reste zu einer und derselben Tierspezies gehören. Wir kennen doch auch manche Tiere aus nur sehr spärlichen und, man könnte sagen, unsicheren Resten, wie z. B. *Capra aegagrus, Ovis Savinii, Argaloides, Lycaon anglicus* u. s. w. und trotzdem wird niemand ein solches Argument gegen sie ins Feld führen wollen. Wir können sogar einen fast identischen Fall aus der Paläozoologie der Diluvialepoche anführen, in welchem der *Bubalus Pallasii* nur aus zwei in der Gegend von Danzig gefundenen Fragmenten von Hornzapfen aus dem mitteleuropäischen Diluvium bekannt ist, und trotzdem wird derselbe stets in den Verzeichnissen der diluvialen Fauna dieses Europateils angeführt. Die Gattung *Axis* kennen wir aus dem Pliozän der Auvergne und Crag in England, im Pleistozän und heute kommt sie aber nur in Indien vor. (Zittel-Schlosser, 1911, S. 494).

Ich betone hier mit Nachdruck, daß ich dieses Unterkieferfragment dem *Pantholops* nicht kategorisch zuweise, vielmehr nur auf die Ähnlichkeiten in Bau aufmerksam machen möchte und auf die Möglichkeit des Vorkommens dieses Tieres im Diluvium von Westeuropa, aus dem es sich nach und nach auf das tibetanische Plateau zurückgezogen hat, um hier relative Ruhe zu finden. Vielleicht könnte diese Annahme auch einige Kontroversen, welche in bezug auf die Zahl der Zähne der diluvialen Saigaarten herrschen, lösen. Ich erinnere nur, daß F. Marie Pawłow einen Oberkiefer mit 5 Zähnen beschreibt und gar nicht erwähnt, daß dieser Kiefer abgebrochen oder am Pm_1 beschädigt sei. Saiga besitzt aber im Oberkiefer sechs Zähne, *Pantholops* dagegen nur fünf.

Ein weiteres Fragment, mit welchem wir uns jetzt beschäftigen wollen, ist der rechte Metacarpus eines paarhufigen Tieres, welchen Ossowski auch der Saiga zuschreibt. Der Knochen (Fig. 9) ist auf der hinteren Seite und an beiden Artikulationsenden leider stark beschädigt, so daß die Bestimmung dadurch erschwert ist. Aus diesem Grund konnte ich die nötigen Maße auch nicht aufnehmen, außer der größten Länge, welche 167·5 mm, und der Breite in der Mitte, welche 17 mm beträgt. Da sich diese Dimensionen denjenigen, welche Nehring für den entsprechenden Knochen angibt, noch ziemlich decken und da das untere Ende mit einer

entsprechenden Zeichnung Gaudry's übereinstimmt, so können wir auch diesen Metacarpus der Saiga zuweisen, ebenso wie einen weiteren Knochen, nämlich den Calcaneus (Fig. 10), welcher unzweifelhaft auch der Saiga zugehört.

Es bliebe nur noch ein Knochen übrig, der von Ossowski als I. Fingerphalanx der Saiga bestimmt wurde, was mir aber nicht richtig zu sein scheint. Schon eine oberflächliche Vergleichung dieses Knochens (Fig. 11) mit der Abbildung Gaudry's, die I. Phalanx der Saiga von Rochebertier betreffend, läßt uns Unterschiede erkennen. Die Größe und Dicke, das Fehlen einer nach vorn gerichteten bogenförmigen Krümmung des Knochens unterscheidet ihn so deutlich von der Saigaphalanx, daß wir keinen Augenblick daran zweifeln können, 1) daß diese Phalanx nicht der Saiga angehört und 2) daß sie von einem entweder größeren oder wenigstens stärkeren Tiere stammt.

In der folgenden Tabelle stelle ich die Dimensionen der betreffenden Phalanx aus Maszyce mit Maßen, welche ich der Arbeit Czerski's entnommen habe, und den Maßen der Phalanx eines jungen, aber ausgewachsenen rezenten Rentieres aus Norwegen zusammen.

(Sieh Tab. Seite 993).

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die Dimensionen der Phalanx aus der Maszycka-Höhle am meisten mit den von Czerski für *Capra aegagrus* angegebenen und denjenigen, welche ich von der Phalanx eines norwegischen Rentieres erhalten habe, übereinstimmt, daß sie aber keineswegs als eine Saigaphalanx gedeutet werden kann.

Capra aegagrus lebt jetzt in West-Asien und im südöstlichen Europa (Insel Kreta und Erimomilos) und soll die Stammform mehrerer heutiger Ziegenrassen gewesen sein. In dem Diluvium von West-Europa soll sie zwar auch in einigen Fällen gefunden worden sein, ihr Vorkommen ist aber noch nicht sicher konstatiert worden. Serres erwähnt zwar Reste von *Capra aegagrus* aus der Höhle in Bise, welche aber wiederum Gervais einer *Capra primigenia* zuschreibt. Das ist aber von geringerer Bedeutung; wichtig ist, daß die Gestalt der oberen Artikulationsfläche so verschieden von der einer Ziegenart ist, daß wir diese Phalanx keiner Ziegenart zuschreiben können. Die zweite Phalanx, welche nach den in unserer Tabelle zusammengestellten Maßen am meisten mit der be-

O. Z.	Bezeichnung der Maßaufnahme	*Colus saiga* foss.	*Colus saiga* rez.	*Antilope subgutturosa*	*A. Rupicapra*	*Ovis nivicola*	*Ovis argali*	*Capra aegagrus*	*Capreolus caprea*	Saiga aus Maszyce	*Rangifer tarand.* Ljachov	*Rang. tar.* Norwegen
1.	Länge der Phalanx, gemessen außen in der Mittellinie	38	36	35	55	44	56	44	39·5	45	50	44
2.	Größte Breite der proximalen Artikulationsfläche	11·3	10·8	10·8	15	14	19	17	11·5	19	22	20
3.	Ihr Durchmesser von vorn nach hinten am inneren Abschnitte der Fläche .	12?	12?	12·5	16	15·5	21	19	13·5	17·5	21	19·5
4.	Breite der Phalanx in der Hälfte ihrer Länge	8·3	7	8·3	11	11·3	15·5	13	9	14·5	16	15·5
5.	Durchmesser von vorn nach hinten ebendaselbst	10	9	10	12	11·5	18	14	10·3	13·5	15	14·5
6.	Größte Breite der distalen Gelenkfläche	10?	9·5	9·5	14	13·3	20	17	10·8	18	19	16·5
7.	Breite derselben vorn, an der Abrundung ihres vorderen Endes	7	6·5	5	4	9	10?	11	5	11	11	10·5
8.	Größter Durchmesser des distalen Knochenendes von vorn nach hinten, an der Außenfläche	10·5?	10·3	10	12·5	13·3	20	17	11	15	14	14
9.	Vom vorderen Ende der distalen Gelenkfläche bis zum vorderen Ende der proximalen Gelenkfläche in der Mittellinie	32·5	30·3	32	49·5	37	46	35	35	43·5	47	41
10.	Vom höchsten Punkte des hinteren Endes des äußeren Abschnittes der proximalen Gelenkfläche zum nächsten Punkte des hinteren Endes der distalen Gelenkfläche	32·5	32	29	48	36	46	37	33	41	45·5	39

treffenden übereinstimmt, gehört einem jungen, aber erwachsenen norwegischen Rentiere, welches sich noch im Zahnwechsel befand, obwohl die Epiphysen schon mit der Diaphyse der I. Phalanx verwachsen sind. Und diese zwei Knochen entsprechen einander so gut, nicht nur in ihren Dimensionen, sondern auch in ihrem ganzen Habitus und der Gestalt der Gelenksflächen, daß ich keinen Augenblick mehr zögere, die besprochene Phalanx für eine Rentierphalanx zu halten. Ich erinnere noch daran, daß wir in der Aufzählung der übrigen in der Maszycka-Höhle gefundenen Tiere auch das Rentier nicht vermissen und daß daher höchst wahrscheinlich die einem jungen Rentier angehörende Phalanx von Ossowski unrichtigerweise einer Saigaantilope zugeschrieben wurde.

Somit konstatieren wir, daß alle in dieser Arbeit beschriebenen Fragmente aus der Maszycka-Höhle der Saiga angehören, mit Ausnahme der I. Phalanx des vorderen Fußes, welche vom Rentier stammt, und mit Ausnahme eines Unterkieferfragmentes, welches noch am meisten an die Pars angularis der Mandibel des *Pantholops Hogdsoni* oder der *Antilope Chiru* erinnert.

Wir wollen nunmehr auf die Kontroversen, welche in bezug auf die Zahl der unteren Backenzähne der Saiga in der Literatur bestehen, und auf das Verhältnis der diluvialen Funde von *Saiga tatarica* zu der Nehring'schen *Saiga prisca*, endlich, was mit der letzten Frage in engem Zusammenhange steht, auf die Frage, ob die diluviale Saigaart mit der rezenten identisch oder von ihr verschieden ist, eingehen.

Zunächst wollen wir uns mit der zweiten Frage beschäftigen, da mit ihrer Beantwortung mir auch die erste gelöst zu sein scheint. Im Jahre 1891 hat Nehring ein Unterkieferfragment aus der Šipka-Höhle in Mähren beschrieben, auf Grund dessen er eine neue Art der diluvialen Saiga unter dem Namen *Saiga prisca* aufstellte. Der wesentlichste Unterschied zwischen der *S. tatarica* und dieser neuen Spezies besteht in der Anwesenheit des zweiten Prämolaren in dem Unterkiefer der *Saiga prisca*, welcher allen anderen bisher beschriebenen diluvialen Saigas fehlt. Außerdem soll nach Nehring die *Saiga prisca* größer und stärker gebaut sein als die *tatarica*. Im Jahre 1896 hat Nehring wiederum ein Schädelfragment einer Saiga aus dem Provinzial-Museum in Danzig

beschrieben, bei welcher Gelegenheit er die Unterschiede leugnet, welche nach Gaudry und Woodward zwischen den diluvialen und den rezenten Saigaarten bestehen sollten, und führt an deren Stelle neue, von ihm konstatierte Differenzen auf.

Gaudry und Woodward wollten einige Unterschiede im Verlauf und in der Stellung der Hornzapfen bei den rezenten und den diluvialen Saigas bemerkt haben, und zwar, daß bei letzteren die Hörner steiler und einander näher, bei den rezenten dagegen schräger und weiter voneinander gestellt sein sollen. Nehring weist diese Verschiedenheiten mit guten Gründen zurück, obwohl er sich doch in der Fortsetzung derselben Arbeit wieder auf sie beruft. Mir scheint aber, daß diese Merkmale für eine Artunterscheidung absolut nicht als maßgebend gelten können, denn es genügt schon ein Blick auf die Abbildungen 27 und 28 a, T. IV der M. Pawlow'schen Arbeit (Étud. sur l'hist. palaeont. des ongulés), um eben diese Unterschiede zu bemerken, obwohl die beiden Schädel geologisch gleichalterig sind, nämlich beide diluvial und nur in zwei verschiedenen Gegenden gefunden worden sind: der eine in Achtaba, der andere in dem Kamafluß.

Nehring sieht aber auch andere Merkmalverschiedenheiten zwischen *Saiga prisca* und *tatarica*. Er sagt, daß die mit *a* in der Abbildung 2 seiner Arbeit (N. J. f. Min., Geol. u. Pal., 1896, I) bezeichnete Stelle relativ und absolut breiter und verschieden gestaltet ist als bei den rezenten Saigas. Endlich soll auch die Naht zwischen Stirn- und Tränenbein eine andere Konfiguration besitzen als an den rezenten Schädeln.

Nehring gibt leider keine genügenden Beweise, welche die Richtigkeit der geäußerten Meinung bestätigen könnten und auf Grund deren wir auch andere Schädel prüfen könnten. Auch die Abbildung, welche er gibt, ist so unvorteilhaft ausgefallen, daß man aus einem Vergleich des bearbeiteten Fundstückes mit dieser Abbildung kaum einen Gewinn hat. Deswegen kann man sich aber auch nicht zu weit in eine Diskussion einlassen. Es soll nur bemerkt werden, daß irgend welche, jedenfalls nur geringe Unterschiede in der allgemeinen Konfiguration des Schädels oder irgend eines anderen Knochens nicht sogleich als Artdifferenzen gedeutet werden können, da sie nur quantitativer Natur sind und sich dazu noch in ziemlich engen Grenzen bewegen und da sie schließlich nicht nur durch verschiedene Umstände individueller Art oder durch

Alter und Geschlecht hervorgerufen sein können, sondern auch sein müssen.

Wichtiger ist dagegen der Unterschied, welcher in dem Fehlen oder in der Anwesenheit des zweiten Prämolaren im Unterkiefer besteht.

Um festeren Boden für diese Frage zu gewinnen, wollen wir jetzt auch gleich die Verhältnisse näher betrachten, welche bei den rezenten Saiga-Antilopen in dieser Hinsicht bestehen. Leider sind die Untersuchungen noch immer zu spärlich und wurden vor allem nur gelegentlich durchgeführt. Alles, was ich in der Literatur darüber finden konnte, bezieht sich nur auf ein oder höchstens einige wenige Individuen, wobei auch das Geschlecht und Alter nicht immer streng berücksichtigt wurde.

Nach Pallas (zitiert nach Murie) soll die Saiga im Ober- und Unterkiefer je 5 Backenzähne besitzen. Er denkt aber dabei wahrscheinlich an junge Individuen, da er sagt: „molares utrinque 5 in iunioribus“, eine Zahl, die aber gar nicht merkwürdig ist, da dieselbe doch immer auf einem gewissen Stadium der Zahnentwicklung bei allen Artiodaktylen angetroffen werden kann.

Bei der Beschreibung der *Saiga prisca*, welche eine Alveole für den Pm_2 besitzt, sagt Nehring: „Abweichend erscheint vor allem der Umstand, daß eine allerdings kleine, nur 4 mm lange Alveole für einen Pm_3 (Hensel) vorhanden ist, während bei der rezenten *Saiga tatarica* sowie auch bei den von Gaudry untersuchten diluvialen Saigas aus westfranzösischen Höhlen der Rentierzeit jener vorderste Prämolar des Unterkiefers „regelmäßig“ fehlt“.

Dagegen zeichnet E. Hue in seinem Werke: „Musée ostéologique, Étude d. l. Faune Quaternaire“ auf Taf. 69 einen Saigaschädel (rez.), welcher sowohl im Ober- wie im Unterkiefer je 6 Backenzähne besitzt, und dasselbe finden wir in der Arbeit von Murie, welche die umfangreichste Bearbeitung der Anatomie der Saigas enthält. Murie gibt folgende Formel für das Gebiß der Saiga:

$$I\,\frac{0-0}{3-3};\quad C\,\frac{0-0}{1-1},\quad PM\,\frac{3-3}{3-3}.\quad M\,\frac{3-3}{3-3} = 32.$$

Er beschreibt den zweiten Prämolaren sogar sehr ausführlich, indem er sagt: „The first premolar present, situated at the uprising of the ridge, is almost conical, and very small“. Er setzt aber gleich hinzu: „No trace of its whereabouts could be detected in the mandible of the Society's older animal; and in the skeleton of the wild Saiga at the College of Surgeons, on one side it was

very rudimentary, so that I am inclined to think this tooth is lost comparatively early in life".

Nach Murie wäre also dieser Zahn, so wie der rudimentäre Prämolar bei Cameliden, bei jungen Tieren noch vorhanden, während er im vorgerückten Alter sogar frühzeitig ausfällt. Bei der Besprechung der Gebißverhältnisse bei den fossilen Saigas drückt sich Marie Pawłowa in der Weise aus, als ob sie bei rezenten Tieren des Vorhandensein des Pm_2 im Ober- und Unterkiefer bestätigen wollte. Sie sagt: „Bei den fossilen Saiga-Antilopen ging der Zahn verloren, während er bei den rezenten vorhanden ist". Wir hätten es somit hier mit einer ganz merkwürdigen Erscheinung zu tun, nämlich mit einer Rückbildung reversibler Natur, indem aus dem ursprünglich sechszähnigen Gebiß ein Zahn reduziert wird, um dann wiederum zu erscheinen; eine Annahme, die sich kaum mit unseren Anschauungen in Einklang bringen läßt.

Zum Schluß müssen wir noch die Arbeit Leche's berücksichtigen, da sie in der Beziehung am wichtigsten ist. Leche hat nämlich die zoologische Ausbeute des berühmten Reisenden Sven Hedin aus Zentral-Asien bearbeitet und bespricht in dieser Arbeit unter anderem auch die merkwürdige Zahnreduktion bei *Pantholops Hogdsoni* aus Tibet, bei welchem sowohl der obere wie der untere Pm_2 verschwunden ist, und vergleicht diese Erscheinung mit anderen Antilopenarten, bei welchen beide oder wenigstens der untere Pm_2 in Rückbildung begriffen oder schon total reduziert ist, nämlich bei der *Antilope Saiga*, *Gazella pecticaudata* und *G. euchore*. Seine auf die Saiga sich beziehenden Untersuchungen faßt er in folgenden 3 Sätzen zusammen:

„1) Bei einem mir vorliegenden, jedenfalls reifen Weibchen ist beiderseits der Rest eines stiftförmigen unteren P_2 vorhanden.

2) Im Milchgebiß bei einem ♂ ist der Zahn (Pd_2) gut entwickelt, allerdings kleiner als bei Gazella und mit nur einer Wurzel, während Pd_2 bei letzteren zwei getrennte Wurzeln hat.

3) Bei einem reifen, aber nicht alten Männchen finde ich keine Spur eines unteren P_2".

Man könnte also behaupten, daß die Reduktion bei Männchen viel weiter fortgeschritten ist als bei Weibchen, bei welchen der Pm_2 noch in Gestalt eines deutlichen rudimentären Zähnchens auch im späteren Alter vorkommt, d. h. daß wir alle die Unterkiefer der Saigas, welche im erwachsenen Zustande keinen Pm_2 besitzen,

als Männchenunterkiefer ansehen könnten (d. h. der Unterkiefer aus Rochebertier, der Maszycka-Höhle), während wir den von Nehring als *Saiga prisca* beschriebenen Unterkiefer für eine Weibchenmandibel halten sollten. Die Sache ist aber nicht so einfach, denn die Unterkiefer, welche Hue und Murie zeichnen, gehören erwachsenen Männchen an und sind dennoch beide mit 6 Zähnen versehen.

Alle Unterkiefer von Saiga, welche Gaudry beschrieben hat, besaßen nur 5 Backenzähne; Marie Pawłowa erwähnt nur ein Fragment des Oberkiefers mit 5 Zähnen. Der letzte Fall ist umso merkwürdiger, da sie gar nicht erwähnt, ob nicht etwa ein Defekt des entsprechenden Teiles des Oberkiefers die Abwesenheit des Pm_2 bedingt. Wir kennen nur zwei Antilopen, welche dieses Zahnes entbehren, d. i. *Pantholops hogdsoni* und *Antidorcas euchore* (nach Schlosser), Saiga besitzt aber immer 6 Zähne im Oberkiefer.

Endlich lesen wir bei Schlosser in seiner Arbeit: „Die fossilen Säugetiere Chinas, nebst Odontographie der rezenten Antilopen", daß die Saiga im Oberkiefer 6, im Unterkiefer nur 5 Backenzähne besitzt.

Wir sehen also, daß man in dieser Richtung noch nicht zur Einigung in der Literatur gekommen ist. Einen wichtigen Schritt hat, wie erwähnt, schon Leche gemacht, wobei er aber noch immer nicht alle Fälle berücksichtigte. Was mein Material anbetrifft, so habe ich bei allen drei Unterkieferfragmenten nur 5 Backenzähne gefunden. Von dem ersten Zahn, d. i. P_3, läuft gegen die Symphyse eine einheitliche, scharfe Leiste, welche äußerlich keine Spur von einem Pm_2 verrät. Für die Beurteilung dieser Verhältnisse ist noch folgender Befund von Wichtigkeit, welchen ich an dem mir zur Disposition stehenden Materiale gemacht habe. Wenn man nämlich die erwähnte Leiste mit der Knochenzange an der Stelle, wo der Pm_2 stehen sollte, abbricht, so findet man, — wenigstens habe ich dies auf meinem Material gefunden, — daß hier unter der einheitlichen äußeren Knochenwand eine längliche Vertiefung liegt, welche ich kaum anders als eine rudimentäre Pm_2-Alveole zu deuten vermag. In einer anderen Mandibel glaube ich auch einen Rest dieses Zahnes gefunden zu haben. Ich bemerke aber, daß dieser Zahn ein- und nicht zweiwurzelig ist (Leche). Also es existiert dieser Zahn tatsächlich bei den Saigas, sowohl bei den rezenten wie bei den fossilen, aber er befindet sich noch immer in Rückbildung, er kommt im Milchgebiß immer vor, be-

steht bei Weibchen das ganze Leben lang oder wenigstens bis zum hohen Alter, während er beim Männchen frühzeitig, jedenfalls aber schon nach dem Zahnwechsel ausfällt und die Alveole dann verwächst. Unter dem Knochenrande erhält sich jedoch noch eine Spur desselben in Form einer rudimentären Alveole weiter.

Hieraus folgt, daß die Mandibel, welche Nehring als zu *Saiga prisca* gehörend beschrieben hat, keine besondere Art bildet, sondern einem Weibchen von *Saiga tartarica* angehört, welches jedenfalls nach der Zahnabnützung zu urteilen in hohem Alter stand. Ich bemerke noch, daß Nehring gar nicht vom Zahn selbst, sondern nur von der Alveole desselben spricht und daß es möglich ist, daß der Unterkiefer an dieser Stelle schon beim Ausgraben beschädigt war oder wurde, so daß die Alveole frei lag. Wir sehen also, daß bei solcher Beurteilung der Sache alle Kontroversen gelöst sind, und daraus folgt, daß die diluviale Saiga sich gar nicht von der rezenten unterscheidet, und zwar umso weniger, da wir auch die anderen Differenzen, welche Nehring für die Begründung einer neuen Art der diluvialen Saigas heranzieht, als quantitativ auffassen müssen; sie sind von untergeordneter Bedeutung und entweder durch Alter oder individuelle Stärkeverhältnisse des betreffenden Tieres bedingt. Die diluviale Saiga weist dieselben Reduktionserscheinungen im Gebiß auf, welche auch bei den rezenten vorkommen, sie ist vom Diluvium an gar nicht in dieser Richtung fortgeschritten und unterscheidet sich gar nicht von den rezenten. Alle rezenten Saigas sowie alle Saigareste, welche Gaudry, Woodward, Nehring u. a. beschrieben haben, gehören also einer und derselben Art an, welche noch jetzt die Steppen Süd-Rußlands und West-Asiens bewohnt.

Es wird vielleicht nicht ohne Interesse sein, wenn ich noch bemerke, daß wir fast dieselben Differenzen, welche wir oben bei der Besprechung des Saiga-Gebisses berührt haben, auch in bezug auf das Gebiß bei *Dorcatherium crassum* in der Literatur finden, welchem man entweder vier oder drei Prämolaren im Unterkiefer zuschreibt. Roger, der auch darauf seine Auferksamkeit gelenkt hat, sagt hierüber: „Bedeutsam erscheint nur der Umstand, daß bei ein und derselben Art der erste der 4 Prämolaren bald sehr wohl entwickelt, bald rudimentär ist, bald ganz fehlt“. Vielleicht läßt sich aber auch diese Kontroverse in ähnlicher Weise wie die obige lösen und erklären.

Die weitere Frage, nämlich über die Verwandtschaft der diluvialen und der rezenten Saiga mit ihren tertiären Vorgängern lasse ich dahingestellt, um ihr später eine besondere Abhandlung zu widmen.

Was endlich die von mir angedeutete Frage über das Vorkommen von *Pantholops* oder eines ihm in der Zahnreduktion ähnlichen Tieres im Diluvium betrifft, so lasse ich sie ganz offen, bis auf weitere Funde und weitere Bearbeitung des schon gesammelten Materials.

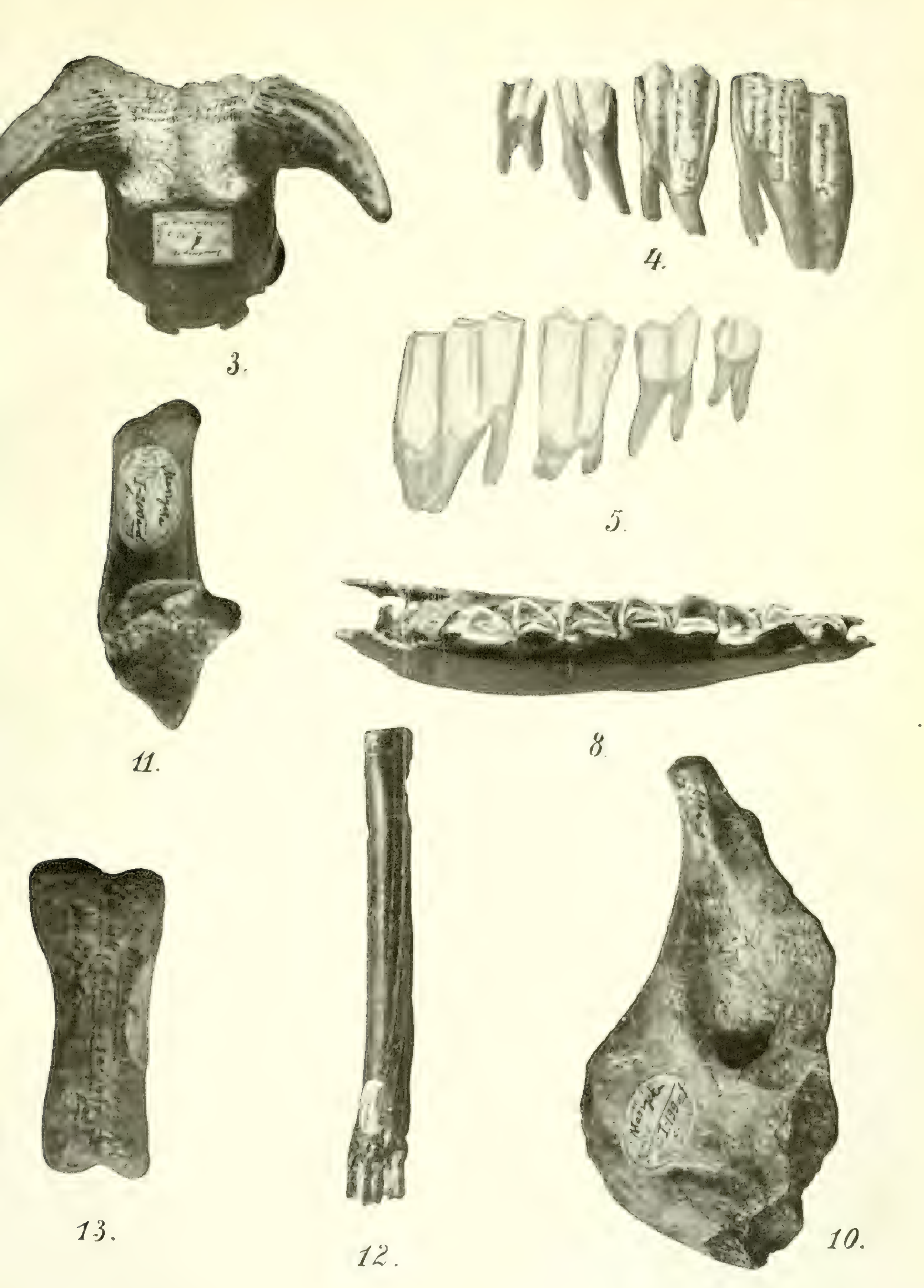
Literaturverzeichnis.

1) Brandt-Woldřich: Mém. de l'Acad. d. Scienc. de St. Pétersbourg, 1887.
2) Czerski: Mém. de l'Acad. d. Scienc. de St. Pétersbourg, 1893.
3) Gaudry A.: Matér. pour l'histoir. des temps quaternaires. Paris, 1880—92.
4) Glitsch: Beiträge zur Naturgeschichte der Antilope Saiga Pall., Moskau, 1865.
5) Hue E.: Mus. ostéol. Étud. d. l. faun. quatern. Osteométrie des Mammif. Paris. 1907.
6) Leche W.: Scientif. Results of a Journey in Central Asia 1899—1902 Swen Hedin.
7) Murie J.: Proc. Zool. Soc., 1870.
8) Nehring: Neues Jahrb. f. Min. Geol. u. Palaeontol. 1891. II.
9) — „ „ „ „ „ 1896. II.
10) Ossowski J.: Pam. Akad. Umiej. Kraków, 1885, T. XI. Wydz. III.
11) Pawłow M.: Mém. d. l'Acad. d. Sciences de St. Pétersbourg. 1906. Vol. XX. Nr. 1.
12) Roemer F. Palaeontographica, Bd. XXIX. 1882.
13) Schlosser: Abhandl. d. math. naturw. Kl. d. k. bayer. Akad. d. Wissensch. 1906. XXII.
14) Woodward S: Proc. zool. Soc. London 1890.

Erklärung der Tafel XLVII.

1. Schädel der Saiga-Antilope aus Maszyce, von vorne gesehen.
2. Derselbe von der Seite gesehen.
3. Derselbe von oben gesehen.
4. Untere Pm_4, M_1, M_2, M_3 von innen gesehen.
5. Dieselben Zähne von außen gesehen.
6. Linker Unterkiefer von außen gesehen.
7. Derselbe, von innen gesehen.
8. Zähne des Unterkiefers von oben gesehen.
9. Pars angularis mandibulae.
10. Os calcaneum von Saiga.
11. Vorderes Canonbein von Saiga.
12. 1. Fingerphalanx des vorderen Fußes vom Rentier.


1.
2.
6.
7.
9.


3.
4.
5.
11.
8.
13.
12.
10.

*Gruczoły skórne w grupie mięczaków Cephalaspidea. —
Die Hautdrüsen bei den Cephalaspidea.*

Mémoire

de Mlle *R. STERNER,*

présenté par M. H. Hoyer m. c. dans la séance du 1 Juillet 1912.

(Planches XLVIII et XLIX).

Einleitung.

Das in vorliegender Arbeit behandelte Material stammt aus der Zoologischen Station in Neapel und wurde mir von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Kasimir Kwietniewski gütigst zur Verfügung gestellt. Es sei mir auch erlaubt, Ihm an dieser Stelle für sein liebenswürdiges Entgegenkommen, wie auch für seine wertvollen Fingerzeige während meiner Arbeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf folgende Arten der Cephalaspideengruppe: *Gastropteron Meckelii, Philine aperta, Actaeon tornatilis* und *Bulla hydatis.* Es muß betont werden, daß ich mich auf mikroskopisch anatomische Untersuchung der Hautdrüsen bei den eben genannten Formen beschränkte, da die in Alkohol aufbewahrten Exemplare, welche vorher überwiegend in Sublimat mit Essigsäure oder in Flemming's Gemisch konserviert wurden, sich ganz gut dazu eigneten. Um den Bau und die Natur der Hautdrüsen zu erforschen, wurden zu den 4 und 6 μ dicken Schnitten die in der mikroskopischen Technik üblichen Farbstoffe angewendet.

Die sich auf die Hautdrüsen bei den *Tectibranchiata* beziehende Literatur ist sehr dürftig. Ich habe keine Arbeit gefunden, welche sich die Aufgabe gestellt hätte, alle Hautdrüsen bei einem Tectibranchier erschöpfend zu bearbeiten. Man findet häufiger Beschrei-

bungen der Fuß- und Manteldrüsen. Mit den ersteren befaßte sich Rawitz, und zwar mit der hinteren Fußsohlendrüse bei *Pleurobranchus Meckelii* und *testudinarius*, *Pleurophyllidia lineata*, *Pleurobranchea Meckelii* und *Gastropteron Meckelii*. Die Fußsohlendrüse der letztgenannten Art erforderte sorgfältigere Beobachtungen und diese führten zu Richtigstellungen einiger früheren Angaben. Die Manteldrüsen bearbeiteten bei den *Aplysiidae* Mazarelli und Blochmann. Bernard bespricht sehr kurz den freien Mantelrand bei *Bulla hydatis;* aber weder die Zeichnung, noch die Beschreibung geben den wahren Sachverhalt wieder. Die flüchtigen Angaben von Pelseneer betreffen verschiedene *Tectibranchiata*. Gilchrist unterscheidet bei *Bulla striata* die Mantel- und die Hypobranchialdrüse. Thiele berücksichtigt in seiner ausführlichen, vergleichenden Arbeit vor allem sehr genau die *Prosobranchiata*, dann die *Lamellibranchiata*; da er aber die *Opistobranchiata* ganz oberflächlich behandelt, sind seine Beobachtungen in dieser Beziehung recht lückenhaft. Die kurzen Mitteilungen von Pérrier und Fischer, die sich mit den Manteldrüsen und dem blinden Mantelfortsatz beschäftigten, wurden im Jahre 1911 durch eine von denselben Autoren verfaßte ausführliche Arbeit vervollständigt.

Die im vorderen Teil des Mundapparates gelegenen Drüsenkomplexe sind eigentlich bis heute noch nicht beschrieben worden. Vayssière konstatiert ihr Vorhandensein bei einer Reihe von Bulliden, Thiele bei *Actaeon tornatilis*. Für eine erschöpfende Darstellung dieser Drüsenmassen war jedoch eine gründliche Kenntnis der der Bukkalmasse vorausgehenden Mundräume erforderlich. Es mußte nämlich eine Einteilung dieser Drüsenmassen durchgeführt und der Zusammenhang eines jeden Drüsenkomplexes mit dem bezüglichen Mundraume gezeigt werden. Für die Lösung dieser Aufgabe fehlte es an nötigen Vorarbeiten und so war z. B. der vordere Teil des Mundapparates nur bei *Gastropteron M.* durch Vayssière beschrieben, und auch Bergh, der diese Frage so eingehend bei den *Nudibranchiata* behandelt, läßt die *Tectibranchiata* außer acht.

Die in der ganzen Haut zerstreuten Drüsen beschrieb List bei dem Nudibranchiaten *Tethys fimbriata*.

Fast alle in dieser Einleitung erwähnten Arbeiten werden bei der Besprechung einzelner Drüsenkomplexe ausführlichere Berücksichtigung finden.

Gastropteron Meckelii.

Bei dieser Form unterscheiden wir folgende Drüsenkomplexe:

I) Drüsen des Mundapparates, u. zw. 1) Drüsen des Rüssels; 2) Drüsen des Trichters: α) a) dorsale, b) laterale, c) ventrale, β) ventral vom Mund gelegene Drüsenmasse.

II. Die hintere Fußsohlendrüse.

III. Die in der ganzen Haut zerstreuten Drüsen.

Die hintere Fußsohlendrüse.

Ich will mit der Beschreibung der Fußsohlendrüse beginnen, da in dem mir zur Verfügung stehenden Exemplar der histologische Bau dieser Drüse gut beobachtet werden konnte.

Vayssière (1) war der erste, der auf die hintere Fußsohlendrüse aufmerksam machte. Seine irrige Beobachtung, daß die Drüse aus zwei voneinander unabhängigen Teilen zusammengesetzt ist, wiederholte Berg (2). Erst Pelseneer (3) gab richtig an, daß die Drüse aus einem Ausführungsgang besteht, in welchen lateral und dorsal Drüsenzellen einmünden. Rawitz (4) befaßte sich hauptsächlich mit den charakteristischen und merkwürdigen Verhältnissen, die der Ausführungsgang der Drüse aufweist, ganz flüchtig dagegen mit ihrem histologischen Bau. Die merkwürdige Eigenheit dieses Ausführungsganges liegt nach Rawitz in seinem „hemiembryonalen Charakter". Die Drüsen mit ihren Ausführungsgängen — sagt der Verfasser — entstehen durch Einstülpung und in weiterem Verlaufe durch Absonderung vom Epithel; bei *Gastropteron M.* aber ist zwar ein bedeutender, näher der dorsalen Seite des Fußes gelegener Teil des Ausführungsganges eingestülpt und abgesondert, der übrige dagegen, der ventralen Seite des Fußes nähere Teil ist nur eingestülpt und bewahrt die Verbindung mit der Außenwelt.

Diese Drüse, deren Umrisse man auch mit unbewaffnetem Auge sehen kann, verläuft in der Mitte des hinteren Fußendes in Gestalt eines schmalen Streifens (Textfig. 1). Ihr vorderer Teil liegt näher der dorsalen, der hintere dagegen näher der ventralen Fußseite, wo er sich rinnenförmig nach außen öffnet (Fig. 1: 8, 9, 10). Die Drüsenmassen umgeben hauptsächlich lateral den Ausführungsgang, wandern aber auch in verhältnismäßig geringer Menge auf

seine dorsale Seite; ventral vom Ausführungsgang finden wir keine Drüsen (Fig. 15). Diese Massen bestehen aus einer großen Anzahl von kolbenförmigen Säckchen, welche bald ziemlich lang, bald wieder kürzer erscheinen, je nachdem sie dem Ausführungsgange näher oder von demselben weiter liegen. Jedes Drüsensäckchen (Fig. 16) ist mit einer dünnen, lichtbrechenden Membran, der *Tunica propria* versehen, welche besonders dann gut sichtbar ist, wenn sie wellenartig verläuft; in ihrer Wand liegen dünne, längliche Kerne. Ein solches Drüsensäckchen besteht aus einer größeren oder kleineren Anzahl von einzelligen Drüsen, die in der Peripherie des sezernie-

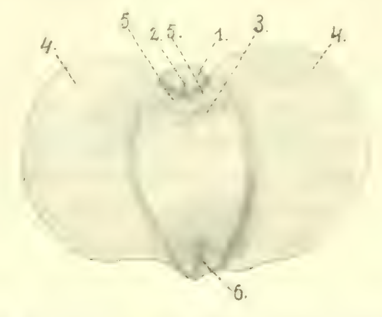


Fig. 1. *Gastropteron M.* von der ventralen Seite gesehen (natürliche Größe). 1) Kopfschild. 2) Mundrinne. 3) Fuß. 4) Parapodien. 5) Die den Trichter von unten begrenzenden Parapodialhügel. 6) Die in der Gestalt eines Streifens durchscheinende hintere Fußsohlendrüse.

renden Kolbens gelegen, jede in einen besonderen Ausführungsgang übergeht. Besonders in gewissen Funktionsstadien kann man genau eine Reihe von deutlich abgegrenzten Zellen erkennen (Fig. 17). Alle diese Ausführungsgänge bilden den ausleitenden Teil eines jeden Drüsensäckchens. Wir haben also hier mit morphologisch abgegrenzten Drüsensäckchen zu tun, die durch Vereinigung einer Reihe von Drüsenzellen mit ihren Ausführungsgängen entstanden sind. In meinem Material waren die mit Sekret gefüllten Drüsensäckchen in ihrem absondernden Teil besonders erweitert; der Inhalt bildet ein Netz, dessen Maschen von einer sich in Muzikarmin M. intensiv färbenden Substanz erfüllt waren (Fig. 16:1. 17:2). Die Grenzen der einzelnen Drüsen konnte man hier nicht unterscheiden, sie waren ganz verwischt (Fig. 16. 18). Die sich auch intensiv in Hämalaun färbenden Kerne zeigten keine erkennbare Struktur; sie waren klein und infolge ihrer unregelmäßig, manchmal sternförmig

ausgezogenen Umrisse im ganzen kleinen Tintenflecken ähnlich (Fig. 16:5, 18:5). Neben so gestalteten Drüsensäckchen beobachtete ich, obgleich in viel geringerer Zahl auch andere, die sich schon durch ihre äußere Gestalt von den ersteren bedeutend unterschieden. Ihre sezernierenden Teile waren nämlich nicht mehr erweitert, ihr Durchmesser also bedeutend kleiner und auch der Inhalt anders gestaltet (Fig 19). Die netzartige Struktur war nicht mehr zu sehen, ein körniges Protoplasma erfüllte das Innere der Drüsensäckchen, die Grenzen der einzelnen Drüsenzellen waren sehr deutlich und ihre runden Kerne zeigten eine feine, granuläre Struktur. Dieses Aussehen spricht für die Ausscheidung des Inhaltes und die Regeneration der Drüsenzellen (Fig. 17, 19). Jedes der oben beschriebenen Drüsensäckchen ergießt seinen Inhalt getrennt in einen gemeinsamen Ausführungsgang (Fig. 15). Sie verlängern sich nämlich — wie gesagt — in einen längeren oder kürzeren bandförmigen Ausführungsgang, der sich je nach dem Funktionsstadium bald intensiver, bald schwächer färbt, und in welchem ganz deutlich parallel verlaufende Linien zu sehen sind, die als Ausführungsgänge einzelner Drüsenzellen aufzufassen sind (Fig. 19). Solche bandförmige Gebilde durchdringen das Epithel des gemeinsamen Ausführungsganges zwischen je zwei bewimperten Stützzellen. Oft konnte man bemerken, daß die Ausführungsgänge der Drüsensäckchen sich in zwei Äste teilten und als solche in den gemeinsamen Ausführungsgang gelangten (Fig. 18).

Querschnitte durch den Ausführungsgang der Fußsohlendrüse (Fig. 1) gaben mir von den durch Rawitz dargestellten Verhältnissen abweichende Bilder. Am Anfange fast kreisförmig, dann rechtwinklig mit einem großen Lumen, welches immer schmäler wird, nimmt der Ausführungsgang allmählich die Gestalt eines Dreiecks an. Hier kommt auch die verhältnismäßig größte Anzahl von Drüsen dorsal und lateral vom Ausführungsgang zum Vorschein. Das Dreieck wird im weiteren Verlaufe zu Rawitz's Kolben (Fig. 1:6). Das Lumen wird wieder immer breiter, und endlich mündet der Ausführungsgang rinnenförmig auf der ventralen Seite des Fußes. Von der Gegend des Kolbens an nimmt die Zahl der Drüsen immer mehr ab und erreicht ihr Minimum in der Gegend der Rinne, wo nur sehr wenige Drüsensäckchen auf ihrer dorsalen Seite zu sehen sind. Nach Rawitz stellt der Ausführungsgang am Anfang eine schmale, kurze Spalte dar, die sich in die Länge ziehend,

in den chemischen Kolben und endlich in die Rinne übergeht. Seine Befunde betrachtet Rawitz als einzig richtig und polemisiert mit Pelseneer, der den Ausführungsgang als dreilappig *(trilobée)* beschreibt. Die abweichenden Verhältnisse, die ich wieder gefunden habe, berechtigen mich zu der Annahme, daß die Gestalt des Ausführungsganges keine beständige ist, sondern höchst wahrscheinlich bei verschiedenen Individuen, ja vielleicht sogar bei einem und demselben Tier schwankt. Nicht unbegründet erscheint mir dabei die Ansicht von Rawitz, daß die Gestalt des Ausführungsganges von den Reagenzien beeinflußt wird, doch trifft diese Bemerkung ebenso für die Angaben von Rawitz wie für diejenigen von Pelseneer zu.

Das Epithel des Ausführungsganges tritt in zweifacher Form, als niedriges und als hohes Zylinderepithel auf. In das letztere münden zahlreiche Drüsen. Das eine wie das andere Epithel ist bewimpert.

Das niedrige, mit sehr langen Wimpern versehene Zylinderepithel (Fig. 20) bedeckt im vordersten Teile der Drüse den ganzen Ausführungsgang; bald aber beschränkt es sich auf dessen ventrale Seite und geht endlich in der dorsalen Gegend der Rinne allmählich in hohes Zylinderepithel über. Anfangs wird das niedrige Zylinderepithel auf der Ventralseite von einer größeren Zahl von Becherzellen unterbrochen, doch treten diese in seinem weiteren Verlaufe nicht mehr auf. Dieses Epithel ruht auf einer deutlichen Basilarmembran (Fig. 20:1); an dem dem Lumen des Ausführungsganges zugekehrten Teil bemerkt man einen wimperntragenden Saum mit zwei Konturen, von denen der eine heller, der andere dunkler erscheint. Die runden, ziemlich kleinen, mit Granula gefüllten Kerne liegen näher der Basis der Zelle, so daß zwischen diesen und dem Saum ein freier Raum besteht.

Das hohe Zylinderepithel (Fig. 21) nimmt die lateralen sowie fast in seinem ganzen Verlaufe die dorsale Partie des Ausführungsganges ein. Seine Wimpern sind bedeutend kürzer als die des ersteren Epithels. Nach Rawitz ist das hohe Zylinderepithel ausschließlich aus Becherzellen zusammengesetzt; zwischen diesen sieht man nur hie und da eingestreute, indifferente, zusammengepreßte Epithelzellen, die sich auf Querschnitten wie dunkle Stäbchen zwischen den hellen Becherzellen ausnehmen. Diese Beobachtung scheint mir nicht richtig zu sein. Meiner Ansicht nach sind die hellen Räume,

welche Rawitz als Becherzellen betrachtete, nichts Anderes als Mündungen der drüsigen Ausführungsgänge, denn man kann auf Schnitten sehr gut verfolgen, daß jeder zwischen zwei Epithelzellen liegende helle Raum, der nach Rawitz einer Becherzelle entsprechen soll, mit Sekret gefüllt ist und sich in dem Ausführungsgang einer Drüsenzelle, die in den gemeinsamen Ausführungsgang mündet, verlängert. Diese Ansicht wird noch durch die Wahrnehmung gestützt, daß die weniger intensiv gefärbte Drüsenzelle mit einem helleren Ausführungsgange, auch an ihrer Mündungsstelle im Epithel, einen helleren Raum zeigt, dagegen die intensiv gefärbte mit dunklem Ausführungsgang auch ein dunkles Bild im Epithel gibt. Es treten zwar im Epithel einzellige Drüsenzellen auf, jedoch nur in sehr geringer Zahl und bedeutend voneinander entfernt, die Epithelzellen dagegen sind hier in großer Menge vorhanden. Für diese durch direkte Beobachtung bestätigte Annahme spricht auch die dichte Bewimperung des hohen Zylinderepithels, was ganz unerklärlich wäre, wenn wir mit Rawitz annehmen wollten, daß es „fast ausschließlich aus Becherzellen mit nur wenigen dazwischen gestreuten gewöhnlichen indifferenten Zellen zusammengesetzt ist" (S. 204).

Die Epithelzellen sind hier lang gestreckt und durch die in das Epithel eingelagerten Ausführungsgänge einzelner Drüsensäckchen stark zusammengedrückt; sie treten also abwechselnd mit den Ausführungsgängen der Drüsenzellen auf (Fig. 16, 21). Es sind dies typische Stützzellen, und darin unterscheiden wir ein dreieckiges Köpfchen, dessen wimpertragende Basis dem Lumen des Ausführungsganges zugewendet ist, dann einen Hals, d. i. eine Verdickung, die den Kern trägt, und ein fadenförmiges Endstück, welches sich in zwei oder drei Teile sondert und mit den Fibrillen des Bindegewebes vereinigt. Im Gegensatz zu dem niedrigen zeigt das hohe Zylinderepithel keine Basilarmembran und geht ohne deutliche Grenze in das drüsige Gewebe über. Die Muskelfasern des Fußes durchdringen auch die Drüse in gewissen Abständen.

Die Drüsen des Mundapparates.

Von der ventralen Seite gesehen, zeigt *Gastropteron M.* zwischen beiden Parapodien den Kopfschild (Textfig. 1). Durch die Mitte desselben verläuft eine als leichte Epitheleinstülpung erscheinende,

nach hinten deutlich sichtbare Furche. Sie wird hinten immer tiefer, bis sie endlich knapp vor dem Fuße sich trichterförmig in das Innere des Kopfschildes einstülpt (Fig. 2). Der Trichter legt sich in zahlreiche Falten und seine hintere Wand bildet eine interessante Ausstülpung, die senkrecht zu seiner langen Achse in der Richtung nach hinten verläuft (Fig. 2:7, 3:7). Diese Ausstülpung, auf deren Höhe der Trichter sich in den Mund öffnet, ist aus dem Grunde interessant, weil sie mit einem großen Lumen in den Trichter mündend, nach hinten immer schmäler wird, sich histologisch verändert und in einen Blindsack ausgehend, die Funktion eines Ausführungsganges für die sie umgebenden Drüsenmassen übernimmt. Von unten wird der Trichter von dem Fuß (Fig. 3:8), von den Seiten von zwei speziellen Parapodialfalten begrenzt. Die letzteren werde ich stets Parapodialhügel nennen (Textfig. 1:5, 22:1), um die Lokalisierung einer Drüsengruppe genau zu bestimmen (Fig. 22:3). Die Parapodialhügel gehen in die eigentlichen Parapodien über, in denen sich vorne, gewissermaßen in einer Verlängerung der Parapodialhügel, eine andere Drüsenmasse erstreckt. Der ganze Trichter öffnet sich in den Mund und dient demselben als eine Art Vorhof.

Der Mund erscheint als ein breiter und ziemlich langer Raum (Fig. 2:4, 3:4, 23:3). Ventral von demselben liegt eine neue Drüsenmasse, die sich von allen anderen durch ihren abweichenden Bau und ihre Natur unterscheidet (Fig. 2:6). In den Mund ragt endlich der Rüssel mit den in seinen Wänden eingebetteten Drüsen hinein (Fig. 2:[illegible], 3:[illegible]).

In bezug auf die Mündungsstellen der Drüsenmassen können wir vor allem zwei große Drüsenkomplexe unterscheiden:

1) die erste gut bestimmte Drüsengruppe ist die des Rüssels; sie ist auch die einzige, die in den Rüssel mündet;

2) die zweite, bedeutend größere Gruppe umfaßt alle anderen Drüsen; alle ergießen nämlich ihren Inhalt entweder in den Trichter selbst oder in die Ausstülpungen desselben. Diese Gruppe zerfällt hinsichtlich der Lage und des Baues in zwei Komplexe:

α) im Bereiche dieses Drüsenkomplexes fallen uns verschiedene kleinere Drüsenmassen auf, die mit gewissen Gegenden des Trichters eng zusammenhängen, und zwar:

a) in der Wand des Kopfschildes, zu beiden Seiten der Rinne in ihrer ventralen Gegend, erscheinen in den Mundlippen Drüsen-

säckchen als lose, durch die Muskeln in größere oder kleinere Felder geteilte Häufchen und münden auf der ventralen Seite des Kopfschildes (Fig. 4). In der Gegend des Trichters findet man diese Drüsenhäufchen nur in unmittelbarer Nähe desselben; hier vereinigen sie sich mit neuen Drüsenmassen, die auf der dorsalen Seite des Trichters zum Vorschein kommen, und bilden einen breiten und dicken Drüsenstreifen, der den Trichter halbkreisförmig umsäumt. Es sind dies die dorsalen Drüsen des Trichters (Fig. 22:5). Nach hinten werden sie immer spärlicher und verschwinden endlich, noch bevor sich der Trichter in den Mund öffnet.

b) Der andere Drüsenkomplex befindet sich vorne in den Parapodien, in der unmittelbaren Nähe von den Parapodialhügeln und bildet zwei im rechten und linken Parapodium sich erstreckende Drüsenmassen. Auf Querschnitten zeigen sie die Gestalt eines Dreiecks, dessen Basis dem Trichter zugewendet ist und dessen Scheitel sich allmählich im Bindegewebe verliert. Ich bezeichne sie als laterale Drüsen des Trichters (Fig. 22:4).

c) Der letzte Drüsenkomplex ist der längste von allen. Er erscheint ganz vorne, auf der ventralen Seite des Trichters, in den oben erwähnten Parapodialhügeln. Es sind die ventralen Drüsen des Trichters. Anfangs sind sie von ganz geringer Größe (Fig. 22:3), tiefer aber im Trichter, in der Gegend, wo die dorsalen Trichterdrüsen verschwinden, werden sie immer größer, häufen sich ventral von der beschriebenen Ausstülpung des Trichters an, begleiten sie ohne Unterbrechung und bilden schließlich einen ringförmigen Saum um dieselbe (Fig. 23). Dieser drüsige Ring, der besonders stark auf der ventralen Seite entwickelt ist und hier ganz locker in die Leibeshöhle hineinragt, ergießt sein Sekret in die hier als Ausführungsgang funktionierende Ausstülpung. Er reicht nach hinten bis in die Bukkalgegend, wo er endlich verschwindet. Alle diese hier beschriebenen Drüsenmassen haben mit dem Rüssel nichts gemein; sie umgeben weder den Eingang in denselben, wie es Vayssière beschreibt, noch umfassen sie ihn selbst, wie es Bergh will.

In seiner vorderen Gegend ist der ganze Trichter auf der dorsalen wie auf der ventralen Seite mit einem zylindrischen Wimperepithel versehen, dessen blasenförmige, mit Granula erfüllte Kerne nahe der Zellbasis liegen. Sobald die dorsalen Drüsen den

Trichter verlassen, ändert auch das Epithel sein Aussehen, indem die Wimpern durch eine Kutikula ersetzt werden. Lateral wird das Epithel sehr hoch, die Kerne ziehen sich stark in die Länge und werden stäbchenförmig; die stark entwickelte Kutikula liegt hier in zwei Schichten: die breitere, den Zellen näher gelegene besteht aus deutlich hervortretenden Stäbchen, die schmälere besitzt die Gestalt eines strukturlosen Streifens. Die ausgestülpte Partie des Trichters zeigt anfangs nur auf der ventralen Seite ein bewimpertes Epithel, in der Gegend aber, wo sie von den Drüsen ringförmig umgeben wird und ihnen als Ausführungsgang dient, wird auch der übrige Teil des Epithels bewimpert. Dort, wo die Ausführungsgänge der Drüsen in das Epithel eindringen, bekommt dieses ein helles charakteristisches Aussehen (Fig. 22:8, 9, 23:5). Zwischen je zwei Stützzellen sieht man hier den halsartigen Ausführungsgang hineinragen. Dieses Epithel erinnert lebhaft an jenes im Ausführungsgang der hinteren Fußsohlendrüse. Die Stützzellen sind auch hier sehr stark zusammengedrückt und bestehen aus einem wimpertragenden Köpfchen, einem kerntragenden Hals und einem fadenförmigen, in das Bindegewebe übergehenden Endstück. Solche Bilder finden sich z. B. im Epithel, in welches die ventralen und lateralen Trichterdrüsen münden, fehlen dagegen im Epithel des Rüssels und des Trichters in der Gegend, wo die ventral vom Munde gelegenen Drüsenmassen einlaufen.

Die besprochenen Drüsenkomplexe, auch jene im Rüssel, sind basophiler Natur. Muzikarmin M. färbt in den basophilen Drüsenzellen bald ein aus dichten, kleinen Maschen zusammengesetztes, bald ein deutliches, großmaschiges Netz von alveolarem Aussehen. Jedes Drüsensäckchen besteht hier, ähnlich wie in der hinteren Fußsohlendrüse, aus einer Reihe von Drüsenzellen mit ihren Ausführungsgängen. Vayssière hat anfangs überhaupt die Vielzelligkeit eines solchen Drüsensäckchens übersehen, als er aber den wirklichen Sachverhalt erkannte, suchte er, die Vielzelligkeit durch Teilung einer einzelnen Zelle in zwei, vier u. s. w. zu erklären. Auf Grund meiner Beobachtungen bin ich gerade zu entgegengesetzter Erklärung dieser Verhältnisse geneigt. Besonders die Drüsenhäufchen in den Mundlippen zu beiden Seiten der Rinne zeigen klar den Übergang von einer einzelligen Drüse zum vielzelligen Drüsensäckchen. Dies geschieht durch Zusammenschmelzung einzelner Drüsenzellen. Man kann nämlich ziemlich häufig je zwei

Zellen beobachten, deren sezernierende Teile zwar zusammengeflossen sind, worauf eine zwischen ihnen undeutlich wahrnehmbare Grenze hinweist, bei denen dagegen die das Sekret leitenden Teile noch ganz separat verlaufen (Fig. 24). Später fließen auch diese zusammen und die Grenze zwischen ihnen wird mehr oder weniger verwischt. In den ventralen und lateralen Trichterdrüsen. vor allem aber in der hinteren Fußsohlendrüse treten sehr deutlich die Grenzen einzelner Ausführungsgänge zum Vorschein (Fig. 19). Eine mit Kernen versehene Membran umgibt auch hier einzelne Drüsensäckchen.

Zahlreiche kreisförmige und radiäre Muskelfasern trennen die Drüsenmassen in einzelne Häufchen und teilen auf diese Weise das ganze Drüsenfeld in einzelne Felder. Ein besonders starkes, in Form eines Gitters auftretendes Muskelgewebe kommt in den dorsalen Trichterdrüsen zum Vorschein. In den ventralen Trichterdrüsen in der Gegend, wo die stark entwickelte Drüsenmasse frei in die Leibeshöhle hineinragt, treten ebenfalls starke Muskelbündel auf.

β) Schon beim ersten Blick in das Mikroskop fällt uns die unter dem Mund gelegene Drüsenmasse wegen ihres eigenartigen Baues auf (Fig. 2:6). Sie liegt in der Gegend, in welcher der Trichter mit dem Mund kommuniziert, ventral von demselben, und dehnt sich auch etwas lateral zu beiden Seiten des Trichters aus. Durch eine bedeutende Bindegewebsschicht und ununterbrochenes Epithel vom Munde getrennt, führt sie ihren Inhalt in den Trichter, in seiner dorsalen, dem Munde am nächsten liegenden Gegend. Diese azidophile Drüsenmasse besteht aus Gebilden von lappenförmiger Gestalt. Jeder Lappen (Fig. 25) ist aus einer Reihe von Drüsenzellen mit ihren Ausführungsgängen zusammengesetzt. Die Zellen füllen einen solchen Lappen unregelmäßig aus, bald seine Peripherie, bald seine Mitte einnehmend. Diese lappenförmigen Gebilde sind meist oval, können sich aber mehr oder weniger in die Länge ziehen; ihre Größe ist veränderlich und hängt von der Zahl der in ihnen auftretenden Drüsenzellen ab. Eine mit spindelförmig ausgezogenen Kernen versehene Bindegewebsschicht umgibt jeden einzelnen Drüsenlappen; überdies sind sie durch die Muskelfasern voneinander getrennt. Die einen Lappen zusammensetzenden Drüsenzellen sind ziemlich groß; inmitten der Körnchen, die sich intensiv in Orange G. färben, ruht ein großer, runder, fein granulierter, ein Kernkörperchen einschließender Kern (Fig. 25:3). In einem

und demselben Drüsenlappen kann man oft Zellen beobachten, die keine Granula mehr aufweisen. Der Kern, den man in einer solchen Zelle findet, ist ganz verändert; er verliert seine runde Gestalt, die Granula und den Nukleolus und ist ganz dem Kern einer basophilen Zelle in ihrer intensivsten Tätigkeit ähnlich, indem er als dunkler, strukturloser Flecken oder als Stäbchen erscheint (Fig. 25:4). Ich fand oft in einem und demselben Lappen allmähliche Übergänge von deutlichen, großen Kernen in den mit Inhalt gefüllten Zellen — die sich mit der Abnahme des Inhaltes immer mehr veränderten — bis zu stäbchenförmigen, verschieden gekrümmten in den inhaltslosen Zellen. Wir sehen also, daß sich im Bereich des Trichters zwei Drüsenkomplexe verschiedener Natur unterscheiden lassen, in denen sich die Kerne während der verschiedenen Funktionsstadien geradezu entgegengesetzt verhalten. Der Kern der mit Sekret gefüllten basophilen Zelle (Fig. 16, 18) entspricht dem der azidophilen, des Inhaltes beraubten (Fig. 25:4), und umgekehrt große, runde, durch eine deutliche Struktur sich auszeichnende, für die azidophilen, gefüllten Zellen charakteristische Kerne (Fig. 25:3) finden wir in den basophilen Zellen nach Entleerung ihres Inhaltes (Fig. 19:11).

Die losen in der Haut zerstreuten Drüsenzellen.

Bei *Gastropteron M.* finden wir zwei verschiedene Arten von Hautdrüsenzellen:

1) die einen mit dem charakteristischen netzartigen Inhalt, welche stark basische Stoffe absorbieren, sind von basophiler Natur;

2) die anderen mit dem körnigen, sich intensiv mit plasmatischen Farbstoffen färbenden Inhalt sind azidophil.

Von den einen wie von den anderen kommen zwei Formen von verschiedenem anatomischem Bau vor. Die wichtigsten Unterschiede — die geringeren will ich weiter unten besprechen — sind etwa folgende: Die erste Art basophiler Drüsen (1 a) kann einzellig sein oder aus einer Reihe miteinander zusammengeschmolzener Drüsenzellen bestehen; sie liegen tief unter dem Epithel, womit die Differenzierung eines langen Ausführungsganges verbunden ist. Dagegen ist die zweite Art basophiler Drüsen (1 b) immer einzellig und vertieft sich ganz unbedeutend in das darunterliegende Bindegewebe.

Ähnliche Unterschiede fand ich unter den azidophilen Drüsen.

Die eine Art (2a) zeichnet sich auch durch Vielzelligkeit und tiefere Lage aus, die andere (2b) ist immer einzellig und knapp unter dem Epithel gelegen.

1a) Die basophilen, ein- und vielzelligen Drüsenzellen haben ein kolbenartiges Aussehen und sind tief im Bindegewebe eingelagert. In den vielzelligen Drüsenzellen liegen die Kerne an der Peripherie der sezernierenden Teile (Fig. 24, 26).

1b) Die zweite Art ist ausschließlich einzellig und stellt ein Gebilde von sehr einfacher Gestalt dar. Birnförmig, mit einem plattgedrückten, an der Basis der Zelle auftretenden Kern, mündet die Drüsenzelle mit ihrem verengerten Endteile in das Epithel. Fast immer sehr unbedeutend in das Bindegewebe vertieft, kann sie manchmal, je nach dem Grade der Ausfüllung tiefer eindringen (Fig. 27, 28).

2a) Die ein- oder vielzelligen azidophilen Drüsen mit langen Ausführungsgängen zeigen häufig einen Inhalt in Gestalt einzelner Körnchen. Diese können aber in eine kompakte, glänzende Masse zusammenfließen (Fig. 29, 30). Ihr Kern erreicht bedeutende Größe, zeigt eine deutliche Granulation und einen Nukleolus. Er liegt bald im sezernierenden Teile, bald an der Grenze des Ausführungsganges. Diese Gebilde können oft wunderliche Gestalten annehmen, indem sie sich übermäßig in die Länge ziehen (Fig. 30).

2b) Die einzelligen azidophilen Drüsen (Fig. 31) sind auch von birnförmiger Gestalt mit einem kompakten, stark lichtbrechenden (Fig. 31:2) oder körnigen Inhalt (Fig. 31:1). Der plattgedrückte Kern ist oft nach einer Seite der Zelle verschoben. Die Zellmembran ist deutlich ausgeprägt und lichtbrechend. Wegen der verschiedenen Gestalt, die diese Zellen annehmen können, wie auch wegen ihres bald körnigen bald kompakten Inhaltes kann man bei weniger aufmerksamer Beobachtung meinen, daß man hier mit verschiedenen Arten von Drüsenzellen zu tun hat. Dies ist aber hier nicht der Fall. Wir begegnen — der ganzen Länge nach — schmalen Drüsenzellen (Fig. 32:1), bei denen durch Vermehrung des Inhaltes der basale Teil am Umfang zunimmt und die ganze Zelle eine birnförmige Gestalt annimmt. Diese Übergänge sind leicht auf einer Reihe von Schnitten zu verfolgen. Der körnige Inhalt ist wieder nichts Anderes als eine Form des Sekretes, welche der Bildung der kompakten, lichtbrechenden Masse vorangeht. Wir finden nämlich alle Übergänge von winzigen zu immer größeren Körnchen

(Fig. 32:1), die endlich zu einer einheitlichen Masse zusammenfließen (Fig. 32:2). Oft kann man auch noch im basalen Teile der Zelle Körnchen beobachten, während ihre oberen Teile schon eine kompakte, lichtbrechende Masse enthalten (Fig. 32:3).

Gastropteron M. zeigt, von der dorsalen Seite gesehen (Textfig. 2), einen nach hinten immer schmäler werdenden Kopfschild, welcher in dieser Gegend einen Teil der zweiten, gut zu unterscheidenden Leibesregion bedeckt (Textfig. 2:1, 2).

Der auf der rechten Seite verlaufende dünne Mantelsaum geht in einen geißelförmigen Fortsatz, das s. g. Flagellum über. Auf der



Fig. 2. *Gastropteron Meckelii*, von der dorsalen Seite gesehen (natürliche Größe). 1) Kopfschild; 2) sein hinterer verschmälerter Teil; 3) Flagellum.

ventralen Seite kommt der Fuß mit den stark entwickelten Parapodien zum Vorschein.

Der vordere Körperteil zeigt eine größere Anzahl von Drüsen als der hintere. Der geringsten Zahl von Drüsen begegnen wir auf der dorsalen Körperseite, häufiger sind sie auf den Seiten, am zahlreichsten im Fuße und in den Parapodien vertreten. Die basophilen, kolbenförmigen, vielzelligen Drüsensäckchen beschränken sich auf die ventrale Fußgegend und erscheinen in ihrem vorderen Teil in viel größerer Anzahl als in dem hinteren. Die einzelligen, basophilen Drüsen treten ziemlich häufig in der ventralen Fußgegend auf, aber in besonders großer Anzahl sind sie in der dorsalen verschmälerten Gegend des Kopfschildes zu finden; doch erreichen sie hier weder die Größe noch die Länge der im Fuße vorkommenden.

Die basophilen, birnförmigen Drüsenzellen sind in der ganzen Haut zerstreut. In größerer Zahl erscheinen sie im Kopfschilde und an den Seiten des Körpers. Besonders in der Gegend der Samenrinne auf ihrer ventralen Seite ist ein ganzes Feld solcher Drüsenzellen zu sehen. Auch das gewöhnliche Epithel wird hier zum Drü-

senepithel und ist abwechselnd durch Becherzellen und Stützzellen repräsentiert. Die zweite Körperhälfte zeigt besonders auf der dorsalen Seite eine ganz unbedeutende Anzahl von Drüsen und hier finden wir auch die vielzelligen, azidophilen Drüsen mit langen Ausführungsgängen. Sie treten in geringer Menge und auf einem ziemlich beschränkten Raume auf.

Die einzelligen, azidophilen Drüsen sind ähnlich wie die basophilen in der ganzen Haut zerstreut; in größerer Anzahl begleiten sie die Drüsenmassen in den Mundlippen. In den Parapodien erscheinen reichlich die baso- und azidophilen, birnförmigen Drüsen. Hier kann man eben sehr leicht die scheinbar verschiedenen azidophilen Drüsen zu einem Typus zusammenfassen. Die kolbenförmigen, basophilen Drüsenzellen haben hier eine etwas andere Gestalt angenommen (Fig. 32:4). Ihr basaler Teil ist verhältnismäßig unbedeutend entwickelt und der das Sekret leitende Teil hat die Gestalt eines dünnen, fadenförmigen, oft in zwei Äste sich trennenden Gebildes angenommen (Fig. 32:4) Das Flagellum ist ganz arm an Drüsen; an seiner Ansatzstelle findet man noch eine geringe Anzahl von kolbenförmigen und birnförmigen basophilen, wie auch von birnförmigen azidophilen Drüsen; in seinem weiteren Verlaufe verschwinden auch diese.

Philine aperta.

Bei dieser Art sind folgende Drüsenkomplexe zu unterscheiden:

I. Drüsen des Mundapparates: 1) Mundlippendrüsen; 2) Trichterdrüsen: a) dorsale, b) eine den vorderen Teil der Trichterausstülpung umgebende Drüsenmasse, c) ventrale; 3) Drüsen des Rüssels.

II. Ein Drüsenfeld in der hinteren Mantelregion.

III. Drüsenepithel des blinden Mantelfortsatzes.

IV. In der ganzen Haut zerstreute Drüsen.

I. Drüsen des Mundapparates.

Ähnlich wie bei *Gastropteron M.* wird auch bei *Philine aperta* die ventrale Seite des Kopfschildes von einer Rinne durchschnitten, welche sich in ihrem hinteren Teil trichterförmig in den Kopfschild einstülpt. Den Rand des Trichters begrenzen der Fuß und die Parapodien, doch sind sie hier, auf der ventralen Seite, nicht so deut-

lich vom Kopfschilde abgesondert wie bei *Gastropteron M.* und bilden überhaupt keine so deutlichen Parapodialhügel. Der Trichter bildet inwendig zahlreiche Falten (Fig. 5:1) und mündet in einen sich senkrecht und von vorn nach hinten erstreckenden, beiderseits zwar leicht, aber deutlich eingeschnürten Raum (Fig. 5:1, 2). Vorn und hinten sind die Einschnürungen so tief, daß der in Rede stehende Raum in Gestalt von zwei gänzlich abgesonderten Ausstülpungen erscheint. Man glaubt zwar anfangs hier mit einem Gebilde zu tun zu haben, das als Ganzes dem Munde des *Gastropteron M.* entspricht; gegen diese Annahme spricht aber der Umstand, daß der Mund bei *Gastropteron* einen einförmigen, unbewimperten Raum bildet, während bei *Philine ap.* der besprochene Raum nur in seinem oberen, dorsalen Teile mit einem ganz niedrigen, unbewimperten, kutikularen Epithel versehen ist, der untere dagegen, ventrale, direkt mit dem Trichter kommunizierende Teil (Fig. 5:1′) zwar auch ein niedriges, aber deutlich bewimpertes Epithel hat, gleich dem Trichter, dessen hohes Epithel ebenfalls Wimpern trägt. Man muß also sicherlich nur den oberen, dorsalen Teil als den eigentlichen Mund betrachten (Fig. 5:2), den unteren dagegen als eine spezielle Ausstülpung des Trichters, die wenigstens in ihrem hinteren Verlaufe der bei *Gastropteron* beschriebenen analog ist. Dafür spricht auch die Tatsache, daß ähnlich wie die Ausstülpung bei *Gastropteron*, auch diese in ihrer hinteren Partie von einer identischen Drüsenmasse begleitet wird; auch gestattet diese Annahme überhaupt eine einfachere Einteilung der Drüsenkomplexe.

Die den Mundapparat begleitenden Drüsenmassen lassen sich hier in drei Gruppen einteilen.

1) Die erste von ihnen bilden die Drüsen in den Mundlippen. Sie ergießen ihren Inhalt auf die ventrale Seite des Kopfschildes. Kleine Häufchen von solchen Drüsen haben wir auch in den Mundlippen von *Gastropteron* gesehen, da sie aber dort nur schwach entwickelt sind, habe ich sie als eine besondere Gruppe nicht unterschieden. Bei *Philine ap.* dagegen treten diese Drüsenmassen im Zusammenhange mit einem viel stärker entwickelten Kopfschilde als lange, breite, kompakte Drüsenstreifen auf. Reichliche, in verschiedenen Richtungen verlaufende Muskeln umflechten die einzelnen Drüsensäckchen so vollständig, daß diese gleichsam in den Maschen des Muskelnetzes stecken.

2) Zur zweiten Gruppe gehören die Drüsen des Trichters. Sie

münden in den Trichter selbst oder in seine Ausstülpungen. Es sind dies:

a) dorsale Trichterdrüsen, b) die den vorderen Teil der Trichterausstülpung umgebende Drüsenmasse, c) ventrale Trichterdrüsen.

a) In dem Maße, wie die Mundrinne in den Trichter übergeht, bleiben von den stark entwickelten Mundlippendrüsen nur noch kleine, dem Trichter unmittelbar anliegende Häufchen übrig, die sich mit den neuen, dorsal und lateral von demselben erscheinenden Drüsenmassen zu den dorsalen Trichterdrüsen vereinigen. Ähnlich wie bei *Gastropteron* bildet dieser Drüsenkomplex einen Halbkreis, der aber hier in der dorsalen Gegend schwach entwickelt ist. Das zylindrische, bewimperte Epithel wird auch hier durch die hellen Ausführungsgänge der Drüsensäckchen unterbrochen.

b) Die Ausstülpung des Trichters erstreckt sich nach hinten und nach vorn, wo sie noch vor dem Munde erscheint und eben in dieser Gegend von einer großen, kompakten, kugelförmigen Drüsenmasse umgeben ist (Fig. 33). Diese Masse mündet nur an zwei Stellen in das Lumen der Ausstülpung, also auf der ventralen und der dorsalen Seite (Fig. 33:3), das Epithel der lateralen Partien bleibt dagegen gänzlich ununterbrochen. Obwohl diese Drüsenmasse in der Nähe des Mundes liegt, ähnlich wie der bei *Gastropteron* ventral vom Munde gelegene Drüsenkomplex, so unterscheidet sie sich doch von dem letzteren dadurch, daß sie die Ausstülpung des Trichters umgibt, ferner durch anderen Bau und andere Beschaffenheit.

c) Die ventralen Trichterdrüsen bilden den längsten Komplex. Ganz vorn, den Mundlippendrüsen gegenüber, sieht man auf der dorsalen Seite der beiden Parapodien einen Drüsenstreifen. Im weiteren Verlaufe bleiben von diesen nur kleine Teile übrig, die den Trichter ventral begrenzen und ihr Sekret in denselben ergießen. Der Trichter bildet für sie zu beiden Seiten kleine Einbuchtungen, die hier die Grenze zwischen den Parapodien und dem Kopfschild andeuten. Die anfangs unbedeutenden Drüsenhäufchen werden immer größer, schmelzen endlich miteinander zusammen und treten in ihrem weiteren Verlauf nach hinten auf der ventralen Seite der Trichterausstülpung auf. Ein Drüsenkomplex von gleicher Herkunft und Beschaffenheit und gleichem Bau umgibt auch die hintere Trichterausstülpung bei *Gastropteron M.*, doch ist er bei diesem ringförmig gestaltet, kommt dagegen bei *Philine ap.* nur ventral zum Vor-

schein. Hier wie dort ist er stark auf der ventralen Seite entwikkelt und ragt lose in die primäre Leibeshöhle hinein.

3) Die dritte Drüsenpartie bilden die Drüsen des Rüssels (Fig. 5:3). Sie füllen dicht seine Wände aus und münden in sein Lumen.

Auch hier haben die beschriebenen Drüsenpartien nichts mit dem Rüssel gemein.

Alle diese Drüsenmassen sind mit stark entwickelten Muskeln versehen. Die longitudinalen und kreisförmigen Muskelfasern bilden einen ringförmigen, dorsoventral verlaufenden Wall und dienen zur Verkleinerung oder Vergrößerung des Lumens des Mundapparates. Zu beiden Seiten des Trichters sehen wir zwei stark entwickelte, radiär verlaufende Muskelbündel, die das Lumen desselben in einer zur vorigen senkrechten Richtung vergrößern oder verkleinern. Die einzelnen Muskelfasern umringen hier wie in den Mundlippendrüsen einzelne Drüsensäckchen und bedingen somit deren große Zusammenziehbarkeit.

Alle diese Drüsen sind basophil. In ihrem histologischen Bau stimmen sie mit den bei *Gastropteron* genau beschriebenen kolbenartigen Gebilden überein. Meistens findet man zwei bis vier Zellen in einem Drüsensäckchen. Die dicht aneinander gepreßten Säckchen, wie auch die sie einschließenden, mit zahlreichen Kernen versehenen Muskeln erlaubten mir nicht festzustellen, ob auch hier eine kerntragende Membran vorhanden ist.

II. Das Drüsenfeld in der hinteren Mantelregion.

Dieses Gebilde befindet sich in der hinteren Körpergegend in einem hier durch die beiden Mantellappen geformten Trichter. Nach Pelseneer (3) soll dieses Drüsenfeld stets an der Basis des Trichters liegen; hiedurch ist jedoch seine Lage an der Basis noch keineswegs genau bestimmt und diese Bestimmung erscheint auch insoferne mangelhaft, als die Lokalisierung dieses Gebildes überhaupt unbeständig ist. Der von den Mantelfalten begrenzte Trichter ist in seiner hinteren Partie auf der ventralen Seite offen, nach vorne zu wachsen aber die Mantelfalten so miteinander zusammen, daß sie ihn von unten begrenzen und hier eine blind ausgehende Spalte bilden, die seinen vorderen oberen Teil abgrenzt (Fig. 34:2). In dieser Spalte liegt eben das Drüsenfeld. Dieses befindet sich in einer durch die Wand der Spalte geformten Hautfalte, die zipfelför-

mig in die Spalte hineinragt (Fig. 34:3), oder man findet es direkt in der lateralen Wand des Trichters eingelagert, in der Gegend, wo dieser auf der ventralen Seite mündet; die Wand des Trichters bildet dann statt der ansehnlichen Falte eine kleine Ausstülpung (Fig. 35). Makroskopisch erscheint dieses Gebilde als ein kleiner, dunkler Ring. Nach einer in Wachs verfertigten Rekonstruktion ist dies eine Epitheleinstülpung der Trichterwand, gleichsam eine kleine Grube, welche einen Ausführungsgang für die sie umgebenden Drüsen bildet. Das blind ausgehende Ende dieser Grube ist dem vorderen, die Mündung dagegen dem hinteren Abschnitte des Tierkörpers zugekehrt. Ihre Ränder liegen in dieser Gegend nicht in gleicher Höhe, wie es die schematische Figur (Fig. 6:1) zeigt, die dem Lumen des Trichters, bezw. der Spalte zugewendete Wand ist nämlich kürzer als die andere. Daher gibt uns der Querschnitt längs der Linie *a—b* (Fig. 6:1) eine halbringförmige, nur von der einen Seite mit Drüsen versehene Epitheleinstülpung (Fig. 6:3), während der Querschnitt längs der Linie *c—d* in der Gestalt eines von Drüsen umgebenen Ringes erscheint (Fig. 6:2). Da die Grube nicht tief ist, so erhalten wir auch auf dem Längsschnitt ein dem erstgenannten Querschnitte ähnliches Bild.

Die das Drüsenfeld bildenden Drüsen sind auch hier vielzellige, kolbenförmige, mit einer kerntragenden Tunica propria versehene Gebilde. Das Innere der Drüsensäckchen ist mit feinen Körnchen gefüllt, die sich in Orange G. und Kongorot schön färben; daher auch ihre azidophile Natur. Die fein granulierten Kerne liegen bald an der Basis des Drüsensäckchens, bald höher zwischen den Körnchen. Die langen Ausführungsgänge unterbrechen das Epithel und ergießen das Sekret in das Lumen der Grube. Das zylindrische, bewimperte Epithel ruht auf einer deutlichen Basilarmembran, die in Gestalt eines schmalen, die Farbstoffe intensiv absorbierenden und einen fibrillären Bau aufweisenden Streifens auftritt. Die Stützzellen sind dünnen Stäbchen ähnlich. Ihr erweiterter basaler Teil enthält den Kern, der übrige ist dünn und auf der Oberfläche mit Wimpern versehen (Fig. 36).

III. Das Drüsenepithel des blinden Mantelfortsatzes.

Bei den *Cephalaspidea* geht der Mantel in seiner hinteren Region in einen blinden Fortsatz über, dessen Lumen mit dem des

Mantels kommuniziert. Pérrier und Fischer (5) haben bei den Bulliden drei Arten von Mantelfortsätzen unterschieden, und zwar: 1) *caecum libre* bei *Actaeon tornatilis,* 2) *caecum exogyre* bei *Bulla* und 3) *caecum adhérent* bei *Acera, Philine* und *Doridium.*

Bei *Philine aperta* finden wir folgende Verhältnisse: im hinteren Teile der Kiemenhöhle, in der Gegend, in welcher die Kieme bereits endet, erscheinen zwei für die Mantelhöhle der Bulliden charakteristische, bewimperte Epithelbänder. Das der hinteren Mantelfalte angehörige Epithelband heftet sich mit dieser an die Wand des Viszeralsackes und folgt seinen Krümmungen; ihm gegenüber läuft das sich der oberen Mantelfalte anheftende Epithelband. Diese Bänder bestehen aus Zylinderepithel mit in der Mitte der Zellen liegenden Kernen und langen, starken Wimpern. Das übrige, zu beiden Seiten der bewimperten Epithelbänder gelegene Epithel ist drüsig. In der hinteren Leibesregion bilden die beiden Mantellappen den blinden Fortsatz (Fig. 7:4), in welchen die beiden bewimperten Epithelbänder und das Drüsenepithel übergehen. Hinter dem Viszeralsack verläuft der blinde Mantelfortsatz noch eine kurze Strecke nach hinten, die bewimperten Epithelstreifen sind aber hier nicht mehr zu sehen, da er ausschließlich vom drüsigen Epithel ausgekleidet ist. Dieses zylindrische Drüsenepithel zeigt runde, basal in der Zelle liegende Kerne und einen granulären oder kompakten, lichtbrechenden Inhalt, der plasmatische Farbstoffe absorbiert, mithin azidophiler Natur ist (Fig. 37:3). Die Stützzellen tragen in ihrem dreieckigen, oberen Teile Kerne und auf der Oberfläche Wimpern (Fig. 37:4).

IV. Die in der Haut zerstreuten Drüsenzellen.

Ähnlich wie bei *Gastropteron M.* finden wir auch hier die vier Arten von Hautdrüsenzellen von baso- und azidophiler Natur. Der Vollständigkeit halber will ich nur bemerken, daß die birnförmigen, einzelligen, basophilen Drüsenzellen hier eine stark lichtbrechende Membran aufweisen; der Inhalt füllt hier die Zelle nicht ganz aus, sondern stets bildet das Protoplasma an der Wand der Zelle einen Saum. Die beiden Arten von basophilen Zellen und die birnförmigen azidophilen findet man im ganzen Körper, die kolbenförmigen azidophilen sind auf eine einzige Gegend beschränkt.

Im vorderen Körperteil überwiegen im Kopfschilde birnförmige,

azidophile und basophile Drüsenzellen, verhältnismäßig gering ist dagegen die Zahl von einzelligen, kolbigen, basophilen Drüsen. In den seitlichen Partien des Kopfschildes erscheinen größere Gruppen von vielzelligen, kolbenförmigen, basophilen und birnförmigen, azidophilen Drüsen. Im Fuße und in den Parapodien kommen vor allem einzellige, kolbenförmige, basophile Drüsen vor und vereinigen sich an den Rändern der Parapodien zu größeren Haufen. Überhaupt finden wir hier viel weniger zerstreute Hautdrüsen als bei *Gastropteron M.* In gewissen Abständen dagegen erscheinen bald auf der dorsalen bald auf der ventralen Seite der Parapodien kürzere oder längere Drüsenstreifen. Der vordere Abschnitt der hinteren Körperregion enthält einen breiten, basophilen Drüsenstreifen. Auf der ventralen Seite der Mantelfalten erscheinen die ein- und vielzelligen, kolbigen, azidophilen Drüsen und durchbrechen mit ihren langen Ausführungsgängen das zylindrische drüsige Mantelepithel. Überdies findet man in den Mantelfalten auch die anderen drei Arten von Drüsenzellen, wenn auch nur in geringer Anzahl; nur die Ränder der Mantelfalten weisen, und zwar erst in ihrer ganz hinteren Region, basophile, drüsige Streifen auf. Im Epithel der Kiemenblätter kommen reichlich birnförmige, baso- und azidophile Drüsenzellen vor. Die ersteren überwiegen an der Basis, die letzteren an der Spitze der Kieme.

Actaeon tornatilis.

Thiele (6), Pelseneer (3), Pérrier und Fischer (9) befaßten sich mit den Hautdrüsen bei *Actaeon t.* Die ersten zwei Forscher geben ganz flüchtige, gewisse Richtigstellungen erfordernde Beobachtungen. Thiele erwähnt die den Mund begleitenden und die am Eingang in die Mundrinne sich erstreckenden Drüsenmassen, wie auch die zahlreich im Fuße vorkommenden Drüsen. Er beschreibt auch die Manteldrüsen. Pelseneer widmet einige Worte den Manteldrüsen und dem blinden Mantelfortsatz. Pérrier und Fischer befassen sich endlich genau mit den Manteldrüsen und dem Mantelfortsatz bei einer Reihe von Bulliden.

Ich unterscheide bei *Actaeon t.* folgende Drüsenmassen:

I. Kopfschilddrüsen;

II. Drüsen des Mundapparates: 1) Mundlippendrüsen, 2) Trichterdrüsen (ventrale), 3) Munddrüsen, 4) Rüsseldrüsen;

III. Fußsohlendrüse;

IV. Manteldrüsen: a) eigentliche Manteldrüse, b) Hypobranchialdrüse, c) drüsiger, blinder Mantelfortsatz;

V. die in der Haut zerstreuten Drüsen.

Wie alle *Cephalaspideae* besitzt auch *Actaeon t.* auf der dorsalen Seite des Kopfes einen stark entwickelten Kopfschild. Ganz vorne ist der Rand des Kopfschildes frei, mit dem Fuße nicht zusammengewachsen. Erst weiter nach hinten gehen diese beiden Teile so ineinander über, daß auf Schnitten die Grenze verschwindet, da ein und dasselbe Muskelbindegewebe beide Teile ausfüllt. Nur unten, auf der rechten Körperseite kommt zwischen dem Fuß und dem Kopfschild eine deutliche Rinne zum Vorschein (Fig. 8:1), die sich weit nach hinten erstreckt und erst da verschwindet, wo der Fuß sich von der viszeralen Masse trennt. Diese im vordersten Körperteile flache Rinne wird oben durch den freien, verdickten Rand des Kopfschildes (Fig. 8:2), unten durch den ebenfalls verdickten, freien Fußrand begrenzt. Der letztere ist durch eine Einstülpung von dem übrigen Fußteile abgesondert (Fig. 8:4) und bildet eben das von Thiele erwähnte, „in der Mitte eingebuchtete Vorderende des Fußes“ (S. 648). Die beiden verdickten Ränder mit zahlreichen Nervenganglien unter dem Rinnenepithel werden wir als die die Mundrinne begrenzenden Mundlippen betrachten, denn in der Tat geht diese Rinne, indem sie sich nach hinten immer mehr vertieft, in den Trichter über (Fig. 8:5), der sich hier in eine lange schmale Spalte auszieht. Er mündet in einen breiteren Raum, d. i. in den Mund (Fig. 8:6). In der Gegend, wo die Rinne in den Trichter übergeht, also auf seiner ventralen Seite, finden wir eine schmale, kleine, sich nach hinten ziehende, blind auslaufende Ausstülpung.

Den hier beschriebenen vorderen Körperteil, so wie den Mundapparat begleiten die Kopfschilddrüsen und die Drüsen des Mundapparats.

I. Kopfschilddrüsen.

In der Nähe der Verbindungsstelle zwischen dem Kopfschild und dem Fuß erscheinen in dem ersteren stark entwickelte, fast seine ganze Breite einnehmende Drüsenmassen. Nur ein unbedeutender, dem Mantel zugekehrter Raum auf der dorsalen Seite des Kopfschildes zeigt eine geringe Anzahl von zerstreuten Drüsenzel-

len. In dem Maße, wie sich der Fuß mit dem Kopfschilde verbindet, verschwindet die Drüsenmasse von der ventralen Gegend des letzteren und erscheint vor allem auf seinen beiden Seiten. Der auf der linken Seite des Kopfschildes auftretende Drüsenkomplex verschwindet bald, die rechte Seite des Kopfschildes ist dagegen in ihrer ganzen Ausdehnung reichlich mit Drüsen versehen.

II. Drüsen des Mundapparates.

Die Drüsen des Mundapparates stammen teils vom Fuße, teils vom Kopfschilde; da sie aber abgesonderte Komplexe bilden, die teils die Rinne und den Trichter, teils den Mund umgeben, wird es sich empfehlen, sie besonders zu behandeln.

1) Die Mundlippen sind in ihrer ganzen Breite drüsig (Fig. 8:8). Besonders der vom Fuße stammende Lappen ist stark mit Drüsen versehen, die beim Eingang in die Rinne ihren Inhalt ergießen. Sowohl wegen ihrer Lage zu beiden Seiten der Rinne, wie auch mit Rücksicht auf die Natur und auf den Bau entsprechen sie ganz den Mundlippendrüsen bei den schon besprochenen Arten, jedoch mit dem Unterschied, daß sie dort ausschließlich dem Kopfschilde, bei *Actaeon t.* dagegen teils dem Kopfschilde, teils dem Fuße angehören.

2) Die ventralen Trichterdrüsen (Fig. 38:5) liegen auf der ventralen Seite der Trichterausstülpung (Fig. 38:4). Sie bilden eine kleine Drüsengruppe, die sich aus dem ganzen Drüsenkomplexe des Fußes abgesondert hat (Fig. 38:3) und ihren Inhalt in das Lumen der Trichterausstülpung ergießt (Fig. 38:4). In der Gegend der Drüsenmündung, d. i. ventral, ist ihr Epithel zylindrisch, von hellem Aussehen und aus bewimperten Stützzellen und Ausführungsgängen der Drüsensäckchen zusammengesetzt. Im übrigen ist es kubisch und mit einer Kutikula versehen.

3) Die Munddrüsen treten als zwei Komplexe zur rechten und zur linken Seite des Mundes auf (Fig. 8:10). Sie haben sich in dieser Gegend aus der großen Drüsenmasse des Kopfschildes abgesondert. Diese ergießt nämlich ihren Inhalt auf die Oberfläche des Kopfschildes, in der Gegend des Mundes dagegen sondern sich von ihr zwei Drüsenkomplexe ab, die auf einer kurzen Strecke in der vorderen Mundgegend verlaufen und in den Mund münden. Das Mund- und Rinnenepithel nimmt überall dort, wo Drüsen münden,

zylindrische Gestalt an und ist stets bewimpert; in der Gegend dagegen, wo keine Drüsen vorkommen, z. B. im dorsalen Teile des Trichters und des Mundes, begegnen wir einem kubischen, fast flachen, mit Kutikula versehenen Epithel.

Ich muß hier noch einige Worte dem ersten Speicheldrüsenpaare widmen, obwohl sie außerhalb meines Beobachtungskreises liegen; ich muß nämlich die Meinung Thiele's richtigstellen, der sie als Hautdrüsen betrachtet. Dieses erste Speicheldrüsenpaar beschrieb Pelseneer als zwei große, in ihrem hinteren Verlaufe auf der Bukkalmasse ruhende Drüsenkomplexe, die sich nach vorne zu beiden Seiten des Mundes ziehen und mit je einem besonderen Ausführungsgang versehen sind. Nach Babor (7), der die Speicheldrüsen der Mollusken in 1) *pharyngeale,* d. h. solche, die vor dem Schlundring in den Schlund münden, und 2) *oesophagiale,* deren Ausführungsgänge den Schlundring durchdringen, einteilt, sollte man die in Rede stehenden Drüsen als die *pharyngealen,* somit als das erste Speicheldrüsenpaar betrachten. Thiele polemisiert sowohl mit Pelseneer wie auch mit Babor. Der Beobachtung Pelseneer's stellt er seine eigene entgegen, indem er behauptet, es sei: „eine mächtige Drüse, die aus großen subepithelialen Zellen, von ähnlicher Reaktion wie die eigentlichen Speicheldrüsen besteht; dieselben münden in den Anfangsteil des Schlundes, den sie oben und seitlich umgeben, nicht, wie Pelseneer angibt, in zwei Ausführungsgänge“ (S. 664). Überdies gibt Thiele an, daß das erste Speicheldrüsenpaar, das er als bukkale Drüsen betrachtet, bei den *Prosobranchiata* in der Gestalt dorsal von der Radula gelegener Säckchen entsteht, bei *Actaeon* dagegen noch vor dem Munde und den Kiefern erscheint; daher kann Thiele diese Drüsenmassen nicht als Speicheldrüsen betrachten und sie nicht mit den pharyngealen Babors homologisieren. Der Mangel an besonderen Ausführungsgängen und die abweichende Lage veranlaßten also Thiele dazu, daß er die besprochenen Drüsenmassen den Hautdrüsen zuzählte und sie als Oberlippendrüse im Gegensatz zu den in den Mundlippen sich erstreckenden Lippendrüsen bezeichnete. Meine Beobachtungen stimmen ganz mit denen von Pelseneer überein. Die Drüsen bilden keine einheitliche Masse, sondern man kann hier sehr deutlich zwei azidopile, abgesonderte Drüsenkomplexe unterscheiden (Fig. 8:11). Sie verlaufen zu beiden Seiten des Mundes, stützen sich in ihrer hinteren Partie an die Buk-

kalmasse und münden keineswegs als abgesonderte Drüsenzellen in den Schlund, jeder von ihnen besitzt vielmehr einen besonderen Ausführungsgang, durch welchen er sein Sekret in den Mund, in der nächsten Nähe der oben beschriebenen Munddrüsen ergießt. Das zylindrische Epithel der Ausführungsgänge ist aus bewimperten Stützzellen und Ausführungsgängen einzelner Drüsen zusammengesetzt. Die Kerne der Stützzellen liegen an der Basis. Mit Rücksicht darauf können wir die zwei Drüsenkomplexe zweifellos als die vorderen Speicheldrüsen betrachten. Sie entsprechen den pharyngealen Drüsen von Babor oder vielmehr den Speicheldrüsen der Mundhöhle (Lang, S. 293), in welche sie eben münden. Darin liegt auch die Antwort für R. Bergh (9), der diese Drüsen mit einem Fragezeichen als Mundröhren- oder ptyaline Drüsen bezeichnet.

III. Die Fußsohlendrüse.

Der Fuß zeigt in seinem vorderen Teile einen besonders stark entwickelten Drüsenstreifen. In der Nachbarschaft der Verbindungsstelle mit dem Kopfschilde ist fast das ganze Gewebe von Drüsen eingenommen, weiter aber nimmt die Zahl der Drüsen auf der linken Seite ab, dagegen kommt die Drüsenmasse desto stärker auf der rechten Seite in der Gegend der Mundrinne zum Vorschein (Fig. 8:12). Nach hinten zu nimmt sie immer an Dicke zu und bildet einen mächtigen, in die primäre Leibeshöhle unter dem Munde hineinragenden, bis in die Bukkalgegend reichenden Keil. Hinter derselben zeigt schon der Fuß stets einen schmalen Drüsenstreifen, der immer auf der rechten Seite reichlicher entwickelt ist. Diese ganze Drüsenmasse, verhältnismäßig unbedeutende Partien ausgenommen (Mundlippendrüsen, ventrale Trichterdrüsen), mündet auf der Fußsohle und kann im ganzen als Fußsohlendrüse betrachtet werden.

Histologisch bestehen diese drüsigen Elemente, und zwar sowohl die des Mundapparates wie auch die des Fußes — das erste Speicheldrüsenpaar ausgenommen, — ebenfalls aus ein- oder vielzelligen, mit einer Membran versehenen Kolben, mit kürzeren oder längeren Ausführungsgängen und in der Peripherie der Zellbasis gelegenen Kernen. Ihre Natur ist basophil. Sie sind in einer stark entwickelten Fuß- und Kopfmuskulatur eingebettet, deren Fasern dorsoven-

tral, von der rechten zur linken Seite und längs des Tierkörpers verlaufen.

IV. Die Manteldrüsen.

Diese Partie habe ich bereits gegen das Ende des Jahres 1910 bearbeitet. Verschiedene Umstände verzögerten jedoch bis nun die Veröffentlichung der Resultate meiner Beobachtungen. Unterdessen haben Remy Pérrier und Henri Fischer (10) in einer im J. 1911 erschienenen Arbeit (10) die Mantelorgane eingehend behandelt und bei dieser Gelegenheit auch die Manteldrüsen bei *Actaeon tornatilis*, überdies bei *Aplustrum amplustre, Scaphander lignarius* und *Acera bullata*. Infolgedessen kann ich heute nur bestätigen, daß die Beobachtungen der genannten Autoren ganz mit den meinigen übereinstimmen, bis auf folgende histologische Einzelheiten:

1) Die histologische Beschreibung der *„glande raphéenne"* der Autoren wie auch die von ihnen beigegebene Figur (Pl. V—VI, Fig. IX) entsprechen, wie ich glaube, nicht ganz den wirklichen Verhältnissen. Nach meinen Beobachtungen ruht dieses Drüsenepithel auf einer sehr deutlichen Basilarmembran und ist, wie es Fig. 39 zeigt, aus typischen Becherzellen zusammengesetzt; alle anderen Beobachtungen, die die Funktionsstadien der Drüsenzellen betreffen, während welcher der Kern charakteristische Formen annimmt, stimmen ganz mit den meinigen überein.

2) Das hohe, bewimperte Epithel in oberen und unteren Mantellappen von *Actaeon t.*, welches die genannten Autoren unter dem Namen *„bande ciliée"* beschreiben, gab mir gewissermaßen abweichende, sehr merkwürdige Bilder. Dieses Epithel ist aus zwei Arten von Zellen zusammengesetzt: die einen sind hoch, bewimpert und besitzen lange, ausgezogene, ovale Kerne (Fig. 40 *a*: 2, 40 *b*: 1), die anderen sind niedriger, erreichen die freie Epitheloberfläche nicht, haben keine Wimpern und enthalten runde, blasenförmige Kerne (Fig. 40 *a*: 5, 40 *b*: 2). Ohne ihren genauen Bau zu berücksichtigen, den übrigens die beiden Autoren angeben, gehe ich direkt zu den merkwürdigen Bildern über, die die Kerne der ersten Zellart bieten. Alle diese Kerne zeigen an ihrem oberen Ende stäbchenförmige, strukturlose Gebilde (Fig. 40 *b*: 3), die sich in Hämalaun und Ehrlich's Triazidlösung wie die Kerne blau färben und verschiedene Gestalten annehmen können. Sie sind nämlich entweder zugespitzt, erweitern sich

in ihrem basalen, direkt dem Kerne anliegenden Teil, oder sie zeigen der ganzen Länge nach denselben Durchmesser, oder haben endlich, was am häufigsten vorkommt, unregelmäßig konturierte, gewissermaßen lappenförmige Gestalt. Manche von ihnen zerfließen in der Mitte, mit Ausnahme der Wandpartien. Überdies kommen im Protoplasma kleine Brocken vor (Fig. 40 *b*:4), die sich auch blau wie die Kerne färben. Alle diese Stäbchen ohne Ausnahme berühren die Kerne und sitzen ihnen gewissermaßen auf. In vielen Fällen zeigt sogar der Kern eine Vertiefung unter dem Stäbchen oder ein mundartiges, die Basis des Stäbchens umfassendes Gebilde (Fig. 40 *b*:5). Diese Tatsache, wie auch ihr Verhalten gegen die Farbstoffe, ihre Lage und ihr Bau deuten darauf hin, daß wir es hier höchstwahrscheinlich mit jenen Gebilden zu tun haben, die schon oft von verschiedenen Autoren unter dem Namen *Chromidien* beschrieben wurden. Meine Bilder stehen den von Maziarski[1]) und von Reichenow[2]) angegebenen am nächsten.

3) Périer und Fischer sind der Meinung, daß man dem blinden Mantelfortsatz bei *Actaeon t.* keineswegs eine drüsige Natur zuschreiben soll. Tatsächlich haben wir hier mit keiner speziell differenzierten Drüse zu tun, doch schon auf den ersten Blick erkennt man, daß der ganze blinde Mantelfortsatz mit Ausnahme eines verhältnismäßig kleinen Raumes mit einem Drüsenepithel ausgekleidet ist (Fig. 41). Daher ist auch meiner Meinung nach die Bezeichnung des blinden Mantelfortsatzes als drüsig vollkommen begründet.

4) Endlich will ich noch die Frage der allgemeinen Einteilung der in der Mantelhöhle auftretenden Drüsenmassen berühren. Nach Périer und Fischer sollen die Drüsenmassen, die in der Man-

[1]) Maziarski S. Recherches cytologiques sur les phénomènes secrétoires dans les glandes filières des Larves des Lépidoptères. Archiv f. Zellenforschung, 1911. 6. B. 3 Heft. Taf. XXII. Fig. 11. 12.

[2]) Reichenow E. Die Rückbildungserscheinungen am Anurendarm während der Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72, 1908, Taf. XXXIII, Fig. 34.

R. Hertwig. Monothalamia und Heliozoa. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 1, 1902.

R. Hertwig. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. in München, 1907.

Methodi Popoff. Ein Beitrag zur Chromidialfrage. Festschrift zum 60-ten Geburtstag Richard Hertwig's. 1910.

telhöhle von *Actaeon t.* erscheinen, als Hypobranchialdrüse, homolog der bei *Prosobranchiata* auftretenden betrachtet werden. Sie polemisieren mit Pelseneer, der nur einen speziellen, im freien Mantelrande zum Vorschein kommenden Teil dieser Drüse (*glande semilunaire*) als Hypobranchialdrüse bezeichnet. Ich kann mich weder der einen noch der anderen Ansicht anschließen, sondern würde vielmehr in diesen Drüsenmassen: 1) die eigentliche Manteldrüse (Pelseneer's *glande semilunaire*) und 2) die Hypobranchialdrüse (Pérrier's und Fischer's *glande raphéenne*) unterscheiden. Es sprechen dafür die abweichende Lage und der verschiedene Bau der in Rede stehenden Drüsenmassen. Die eigentliche Manteldrüse erscheint hauptsächlich in den freien Rändern der beiden Mantellappen. In dem Maße jedoch, als wir in das Innere der Mantelhöhle, namentlich in ihre Kiemengegend gelangen, tritt die durch ihre Lage und ihren Bau sich auszeichnende Manteldrüse zurück, und wir treffen in der Kiemenhöhle die eigentliche Hypobranchialdrüse. Diese erscheint als ein breites, stark gefaltetes Epithelband von basophiler Natur, am reichlichsten im oberen Mantellappen rechts von der Kieme, die sie ihrer ganzen Länge nach begleitet. Den Namen der Hypobranchialdrüse verdient sie auch deswegen, da überhaupt bei den *Prosobranchiata* die Hypobranchialdrüse in der Kiemenhöhle in nächster Nähe der Kieme erscheint, rechts von derselben oder auch zwischen ihr und dem Rectum, dasselbe häufig von beiden Seiten umfassend [Thiele (6), Bernard (11)]. Sie kommt auch bei den *Prosobranchiata* als basophiler Drüsenstreifen von wechselnder Breite mehr oder weniger gefaltet vor[1]).

V. Die in der Haut zerstreuten Drüsenzellen.

Bei *Actaeon t.* unterscheiden wir nur drei Arten von zerstreuten Drüsenzellen, und zwar zwei von basophiler und eine von azidophiler Natur. Es sind dies die bereits beschriebenen:

1) ein- oder vielzellige basophile Kolben,

2) stets einzellige, basophile, birnförmige Drüsenzellen,

3) stets einzellige, azidophile, birnförmige Drüsenzellen.

Die basophilen Drüsenkolben sind am zahlreichsten; sie bilden die Drüsenkomplexe des Kopfes und des Fußes und kommen zer-

[1]) Gilchrist (12) und Guiart (13) haben auch die beiden Arten von Drüsen unterschieden.

streut auf der dorsalen Seite des Kopfschildes und des Fußes, sowie im unteren Mantellappen auf der ventralen Seite desselben vor. Die birnförmigen basophilen erscheinen verhältnismäßig am häufigsten im Kopfschilde, seltener auf der ventralen Fußseite und im ventralen unteren Mantellappen. Sie sind überhaupt von sehr geringer Größe, werden aber auf der linken Seite des Kopfschildes größer. Azidophilen, birnförmigen Drüsenzellen mit einem körnigen oder kompakten Inhalt begegnet man am häufigsten auf der dorsalen Seite des Kopfschildes, in viel geringerer Zahl kommen sie auch auf der ventralen Fußseite und im ventralen unteren Mantellappen vor. Überdies verläuft auf der linken Körperseite eine Strecke entlang ein bewimpertes, zylindrisches, basophiles, aus Stütz- und Becherzellen zusammengesetztes Epithel.

Bulla hydatis.

In der mir zur Verfügung stehenden Literatur finde ich keine Angaben über den Mundapparat und die denselben begleitenden Drüsenmassen bei *Bulla hydatis*. Es treten hier folgende Drüsenkomplexe auf:

I. Kopfschilddrüsen,

II. Drüsen des Mundapparates, u. zw.: 1) Mundlippendrüsen, 2) Drüsen der Mundrinne, 3) Trichterdrüsen: a) dorsale, b) ventrale, 4) Munddrüsen, 5) Rüsseldrüsen,

III. Fußdrüsen,

IV. Manteldrüsen: a) die eigentliche Manteldrüse, b) Hypobranchialdrüse, c) blinder Mantelfortsatz,

V. die in der Haut zerstreuten Drüsen.

Bulla hydatis zeigt, makroskopisch betrachtet, einen fleischigen, bedeutend entwickelten Kopfschild (Fig. 9:1), der nach hinten in dreieckige, ausgezogene, einen Teil der Schale bedeckende Lappen übergeht. Ganz vorne wird der Kopfschild von einer Spalte durchquert, die dem unbewaffneten Auge als allseitig geschlossen (Fig. 9:2) erscheint. Ein mikroskopischer Querschnitt belehrt uns erst, daß diese Spalte auf der ventralen Seite in der Mittellinie stets offen ist (Fig. 10:2). Der Kopfschild bildet also auf seiner ventralen Seite zwei Falten, die einen Raum in der Gestalt der eben besprochenen Spalte begrenzen (Fig. 10:2). Die Falten selbst bilden die Mundlippen (Fig. 10:3); sie umgeben lateral die Mundrinne (Fig. 9:3,

10:4, 11:3), die auch hier, wie bei den vorher besprochenen Arten die Mitte des Kopfschildes durchzieht und nach hinten verläuft, und sind reichlich mit Ganglien versehen. Die Rinne selbst, anfangs breit, mit einem vielfach gefalteten Boden, wird nach hinten immer schmäler und tiefer. In dieser Gegend ragen zwei aus den Rändern der Mundrinne, d. h. aus den Mundlippen ausgehende, reichlich mit Ganglien versehene Falten in die Rinne hinein (Fig. 42:1). Sie verbinden sich miteinander und schließen auf diese Weise vollständig die Rinne auf der ventralen Seite ab. Diese verläuft noch eine kleine Strecke in Gestalt eines geschlossenen Raumes und endet blind (Fig. 42:3, 12:3). Durch die erwähnten Falten wird ein neuer Raum des Mundapparates dorsal abgegrenzt, nämlich der Trichter (Fig. 12:1), welcher ventral vom Fuße umgeben wird (Fig. 12:2). In seinem dorsalen Abschnitte besitzt der Trichter nur schmale Lichtweite, in dem ventralen dagegen ist er sehr geräumig. Der erste Abschnitt öffnet sich in den Mund (Fig. 13:1), einen ziemlich breiten Raum, den der Rüssel mit der Bukkalmasse verbindet (Fig. 13:2, 6). Der zweite, geräumige Abschnitt dagegen verläuft nach hinten parallel zur Bukkalmasse und bildet eine lange, immer schmäler werdende, blind endigende Ausstülpung (Fig. 13:4). Ihre Lage ist die gleiche wie bei den vorher beschriebenen Arten, d. i. zwischen der Bukkalmasse und dem Fuße. Die bei *Bulla hyd.* erscheinenden Drüsenmassen übertreffen an Fülle alle bisher von mir beschriebenen.

I. Die Kopfschilddrüsen.

Im vordersten Körperteile nimmt ein aus einigen Reihen von Drüsenzellen zusammengesetzter Drüsenstreifen die dorsalen und lateralen Partien des Kopfschildes ein und mündet auf der Oberfläche desselben. Weiter nach hinten beschränkt sich dieser Streifen auf die dorsale Seite des Kopfschildes (Fig. 10, 11, 13:5) und begleitet ihn in seinem ganzen Verlaufe. In den dreieckigen Kopfschildlappen treten auf deren ventraler Seite Drüsenstreifen von gleicher Breite auf.

II. Die Drüsen des Mundapparates.

1) Als die erste gut bestimmte Drüsengruppe sind hier die Mundlippendrüsen zu nennen (Fig. 10:3). Sie füllen die ven-

trale Partie des Kopfschildes fast in ihrer ganzen Breite aus, erstrecken sich zu beiden Seiten der Mundrinne und lagern sich rings um die durch die Falten des Kopfschildes gebildete Spalte.

2) Zur zweiten Gruppe gehören die Drüsen der Mundrinne (Fig. 11:4, 42:4). Kleine, unmittelbar an die Mundrinne sich anlehnende, hinter den Mundlippendrüsen liegende Drüsenhaufen schmelzen mit neuen dorsal von der Rinne erscheinenden Drüsenmassen zusammen und umgeben endlich dieselbe halbkreisförmig.

3) Die in die Mundrinne hineinragenden, mit Ganglien versehenen Hautfalten besitzen in ihren Wänden eine neue Drüsenmasse, die den Trichter dorsal umgibt; es sind dies *a*) die dorsalen Trichterdrüsen (Fig. 12:6).

b) Die ventralen Trichterdrüsen stammen aus dem Fuße (Fig. 13:5, 43:2). Es ist eine sich aus der großen Drüsenmasse des Fußes absondernde Drüsenpartie. Sie verläuft auf der ventralen Seite der Trichterausstülpung, ergießt in dieselbe ihren Inhalt, begleitet die Ausstülpung weit nach hinten (Fig. 13:4, 43:1) und erreicht mit ihr die Bukkalgegend; hinter der Ausstülpung verläuft sie noch eine Strecke allein. Wir sehen also, daß auch hier, wie bei *Gastropteron M.* und *Philine ap.* dorsale, dem Kopfschilde, und ventrale, dem Fuße enstammende Trichterdrüsen vorkommen. Während aber bei den zwei genannten Arten die dorsalen Trichterdrüsen aus Vereinigung der hinter den Mundlippendrüsen sich noch befindenden Drüsenhaufen mit neuen, auf der dorsalen Seite vorkommenden entstanden sind, umsäumt bei *Bulla hydatis* eine solche halbkreisförmige Drüsenmasse die Rinne, der Trichter dagegen ist mit einer besonderen Drüsenmasse versehen. Überdies stammen die ventralen Trichterdrüsen bei jenen zwei Arten aus den Parapodialhügeln, bei *Bulla hyd.* dagegen entspringen sie aus der mittleren Fußgegend.

Die 4) den Mund und 5) den Rüssel umgebenden Drüsenpartien (Fig. 13:3) bilden einen Teil eines einheitlichen, auf der dorsalen Seite des Trichters, um den Mund herum und um den Rüssel in der Gegend, wo dieser in den Mund hineinragt, liegenden Drüsenkomplexes. Jedoch mit Rücksicht darauf, daß sie verschiedene Teile des Mundapparates umgeben, unterscheide ich hier drei Partien. Das Kopfschildepithel ist in den Mundlippen zylindrisch, pigmentiert und mit kurzen Wimpern versehen. Die Stützzellen sind von bikonkaver Gestalt und wechseln mit den Becherzellen und Ausführungsgängen

subepithelialer Drüsenmassen ab. Dasselbe Epithel bekleidet auch die Mundrinne. Im Trichter kommt ein zylindrisches, mit einer geringen Zahl von Becherzellen versehenes Epithel zum Vorschein; der Mund zeigt kubisches, kutikulares, der Rüssel ein zylindrisches, mit einer stark entwickelten Kutikula versehenes Epithel (Fig. 13:8).

III. Die Fußdrüsen.

Wie ich schon erwähnt habe, reicht der Kopfschild weiter nach hinten als der Fuß, der sich erst in der Gegend des Trichters an den Körper anheftet. Er zeigt vorne, in der Mitte, eine kleine Einstülpung, welche verursacht, daß er auf Querschnitten auf einer Strecke getrennt auftritt (Fig. 11:1). Wir können im Fuß einen vorderen und einen hinteren Teil unterscheiden. Der vordere nimmt fast $^2/_3$ der Länge des Kopfschildes ein und ist ebenso breit wie dieser, der hintere ist bedeutend breiter und geht zu beiden Seiten in Parapodien über, von denen das rechte größer ist als das linke. Der eine Teil des Fußes zeigt bedeutend stärker entwickelte Drüsenmassen als der andere; er besitzt nämlich zwei Drüsenschichten: 1) die eine auf der dorsalen, 2) die andere auf der ventralen Seite, beide voneinander durch eine schmale Bindegewebslage mit zahlreichen Muskelfasern getrennt (Fig. 12:4, 2). Der hintere Teil besitzt nur eine ventrale Drüsenschichte, die eine Fortsetzung der vorderen ventralen ist. Die erste Drüsenschichte (Fig. 12:4) von sehr bedeutender Dicke. nimmt ununterbrochen den dorsalen Fußteil ein und ergießt ihren Inhalt auf die dorsale und die laterale Seite des Fußes. Erst nach Vereinigung des letzteren mit dem Kopfschilde sondert sich die mittlere, die Trichterausstülpung begleitende Partie dieses Drüsenkomplexes im Verlaufe nach hinten immer deutlicher ab und bildet die beschriebenen ventralen Trichterdrüsen (Fig. 13:5, 43). Die übrigen Partien bilden zwei Drüsenhaufen. beschränken sich auf die seitlichen Ränder des Fußes, verlaufen parallel zu den ventralen Trichterdrüsen und verschwinden auch mit diesen.

Die ventrale Drüsenschicht (Fig. 12:2) erstreckt sich — im Gegensatz zu der dorsalen — über die ganze Länge des Fußes. Vorn zeigt sie einige Reihen von Drüsenzellen fast ausschließlich von basophiler Natur, nach unten zu aber nur eine Reihe sehr dicht

nebeneinander stehender azidophiler Drüsenzellen, neben weniger zahlreichen basophilen. Dieser ganze Drüsenkomplex mündet auf der Fußsohle und stellt daher die Fußsohlendrüse dar. Der Kopfschild und der Fuß sind mit zahlreichen Muskelfasern versehen. Eine große Zahl von meist kreisförmigen Muskelfasern finden wir in der Gegend der Mundrinne und des Trichters. Im vorderen Teile des Kopfschildes und des Fußes, wo die Drüsenmassen so zahlreich vertreten sind, werden die Muskelfasern ganz an die seitlichen Ränder des Kopfschildes und des Fußes zurückgedrängt, von wo sie zahlreiche stärkere und schwächere, die einzelnen Drüsensäckchen umgebende Abzweigungen entsenden.

Alle diese Drüsenmassen sind mit Ausnahme der azidophilen im Fuß vorkommenden basophil und stimmen in ihrem Bau mit den bei den vorhergehenden drei Arten beschriebenen überein. Am häufigsten begegnet man bei *Bulla hyd.* einzelligen, seltener zwei- und dreizelligen Drüsenkolben. Die einzelnen, die Rinne und den Fuß ausfüllenden Drüsensäckchen sind von bedeutend größerem Umfange als die auf der dorsalen Seite des Trichters, in den Wänden des Mundes und des Rüssels auftretenden Drüsenmassen.

IV. Die Manteldrüsen.

Wir unterscheiden auch hier zwei Mantellappen, den oberen und den unteren; der letztere ist bei *Bulla hyd.* viel stärker entwickelt als bei *Actaeon t.* Der obere Mantellappen ist auf der rechten Seite des Tierkörpers stark entwickelt, bildet dagegen auf der linken einen schmalen Drüsenstreifen. In der hinteren Körpergegend vereinigen sich die beiden Mantellappen und geben den blinden Mantelfortsatz.

a) Die eigentliche Manteldrüse liegt im oberen und im unteren Mantellappen (Fig. 14). Im oberen Mantellappen nimmt sie die ventrale Seite des Mantelrandes ein und füllt hier das ganze Mantelgewebe aus. Das dorsale Epithel ist hier in der vorderen Gegend sehr hoch und beteiligt sich hier an der Schalenbildung, geht aber bald in ein zylindrisches, stark pigmentiertes Epithel über. Das weitmaschige Bindegewebe des Mantels zeigt zahlreiche Bindegewebszellen und Muskelfasern (Fig. 14:1), die hier in verschiedenen Richtungen verlaufen und sich miteinander kreuzen. Das zylindrische, bewimperte, ventrale Epithel (Fig. 14:2) ist vorwie-

gend aus basophilen, drüsigen Zellen zusammengesetzt; dazwischen finden sich auch hie und da azidophile Drüsenzellen. Unter diesem Epithel, besonders in der vorderen Mantelgegend, erscheinen zahlreiche, kolbige, basophile (Fig. 14:3) und seltener vorkommende azidophile, birnförmige Drüsenzellen. Die Manteldrüse ist aus Elementen epithelialen Ursprungs zusammengesetzt; diese sind in das Bindegewebe eingestülpt und kommunizieren mit der Außenwelt vermittelst eines besonderen vielzelligen Ausführungsganges (Fig. 14:4). Es sind dies die von Pérrier und Fischer so benannten „Blochmann'schen Drüsen"; ihr Bau erinnert sehr lebhaft an die von diesen Autoren bei *Acera bullata* beschriebenen Verhältnisse; sie nähern sich somit den von Mazzarelli beschriebenen Manteldrüsen von *Aplysia*. Der sezernierende Teil der Zelle ist bei *Bulla hyd.* von kugeliger Gestalt, kann große Dimensionen annehmen und geht in einen vielzelligen Ausführungsgang über. Die näher dem ventralen Epithel liegenden Drüsenzellen sind immer klein und mit Inhalt versehen (Fig 14:5), die tiefer liegenden dagegen sind bedeutend größer und überwiegend leer. Jede Zelle wird von einer aus Bindegewebe und eingemengten Muskelfasern zusammengesetzten Hülle umgeben (Fig. 14:6). In der Zelle finden wir einen verhältnismäßig kleinen Kern (Fig. 14:7), ihr Inhalt ist azidophil und besteht aus kleinen, lichtbrechenden Bruchstücken (Fig. 14:8), oder bildet eine kompakte, lichtbrechende Masse. Die einzelnen Drüsenzellen liegen sehr dicht nebeneinander und pressen das trennende Gewebe fast vollständig zusammen. Je nach der Tiefe, in welcher der sezernierende Teil der Zelle liegt, erreicht der Ausführungsgang manchmal ziemlich bedeutende Länge und geht sogar durch das ganze Mantelgewebe, wenn sich die Drüsenzelle auf der dorsalen Seite der Mantelfalte befindet. Die Wände des Ausführungsganges bestehen aus einer blassen, bewimperten Zellenschicht (Fig. 44). Die Manteldrüsen von *Bulla hyd.* zeigen einen ganz anderen Bau als die von *Actaeon t.*; bei der ersteren Art entleert eine einzige eingestülpte Drüse ihren Inhalt durch einen vielzelligen Ausführungsgang, bei der letzteren dagegen stülpt sich eine Zelle oder eine ganze Reihe von Zellen in das Bindegewebe ein, jede mündet aber unmittelbar auf der ventralen Seite des Mantels.

b) Die Hypobranchialdrüse ist hier schwach entwickelt. Sie hat die Gestalt eines Epithelstreifens mit nicht besonders hohen, zylindrischen, bewimperten basophilen Zellen mit schwach gefalteter

Oberfläche und verläuft in der Mantelhöhle rechts von der Kieme. Die Fortsetzung der Hypobranchialdrüse bildet ein Drüsenepithel, welches sich längs der Kiemenrhachis und im unteren Mantellappen in seiner der Kiemenhöhle zugewendeten Partie erstreckt. Der untere, stark entwickelte Mantellappen zeigt in der der Mantelhöhle zugekehrten Gegend die ziemlich schwach entwickelte eigentliche Manteldrüse, überdies finden wir ventral im unteren Mantellappen alle Arten von Drüsenzellen, die überhaupt im Fuß vorkommen. Bewimperte Epithelstreifen bekleiden auch bei *Bulla hyd.* die Mantelhöhle, sind aber bedeutend schwächer entwickelt als bei *Actaeon t.*

c) Pérrier und Fischer beschreiben die Anatomie des blinden Mantelfortsatzes bei den Bulliden und bemerken, daß derselbe mit einer basophilen Drüse *(la glande discoïde)* von sehr kompliziertem Bau versehen ist. Ich kann leider nichts über die drüsige Natur des Mantelfortsatzes berichten, da derselbe in dem mir zur Verfügung gestellten Material nicht gut erhalten war.

V. Die in der Haut zerstreuten Drüsen.

Unter den bisher von mir untersuchten Arten zeigt *Bulla hyd.* die größte Zahl von zerstreuten Drüsenzellen; das Epithel selbst ist hier stets, auf gewissen Strecken mehr, auf anderen weniger drüsig. Bei dieser Art lassen sich fünf Arten von Drüsenzellen unterscheiden, wovon drei schon vorher beschrieben wurden, und zwar:

1) ein- und vielzellige, basophile, kolbige Drüsenzellen,

2) einzellige, basophile, birnförmige Drüsenzellen,

3) einzellige, azidophile, birnförmige Drüsenzellen.

4) Die vierte Art ist ebenfalls azidophiler Natur; bei *Gastropteron M.* und *Philine ap.* ein- oder vielzellig, erscheint sie hier stets als einzellige Drüse und kann ziemlich große Dimensionen annehmen (Fig. 45). Eine solche mit stark erweitertem basalem Teile zeigt einen verhältnismäßig kurzen und schmalen Ausführungsgang, ist mit einer deutlichen Membran versehen und enthält an der Basis einen Kern. Der Inhalt absorbiert intensiv plasmatische Farbstoffe und erscheint fein oder grobkörnig, kann aber auch als eine einheitliche Masse vorkommen. Er nimmt immer die Mitte der Zelle ein und läßt ihren peripheren Teil frei.

5) Die fünfte Art bildet epitheliale Drüsenkrypten (Fig. 46).

Das drüsige Epithel stülpt sich nämlich in gewissen Abständen in das darunterliegende Bindegewebe und bildet von Drüsen umgebene Grübchen, in die die Drüsenzellen münden. Die das Grübchen zusammensetzenden Drüsenzellen sind zylindrisch und von basophiler Natur. Im protoplasmatischen Teile ruht der mit Granula versehene runde Kern. Auf den mit Muzikarmin M. und Orange G. gefärbten Schnitten konnte man oft im protoplasmatischen, gelb gefärbten Teil rote Muzinkörnchen erblicken.

1) Die ein- und vielzelligen basophilen, kolbigen Drüsenzellen erscheinen in großer Menge im vorderen Körperteil, im Fuß, im Kopfschilde, in den Parapodien, überdies im oberen und auf der ventralen Seite des unteren Mantellappens.

2) Die basophilen, birnförmigen Drüsen sind in der ganzen Haut zerstreut und kommen überhaupt seltener vor.

3) Azidophile birnförmige Drüsen treten in der vorderen Fußgegend in geringer Zahl auf, mehr nach hinten werden sie aber auf der Fußsohle so zahlreich, — bei gleichzeitiger Abnahme basophiler Drüsenzellen, — daß sie unter dem Epithel fast eine ununterbrochene Schicht bilden. Bedeutend weniger sind sie im Kopfschilde und in den beiden Mantellappen vertreten.

4) Die azidophilen Drüsenzellen der vierten Art sind auch hauptsächlich in der hinteren Fußsohle entwickelt. Überdies kommen sie in der vorderen Gegend des Fußes auf dessen dorsaler Seite, im hinteren Mantellappen und auch hie und da auf den Seiten des Körpers vor.

5) Die drüsigen Krypten beschränken sich auf die dreieckigen, nach hinten ausgezogenen Kopfschildlappen. Sie erscheinen auf der dorsalen Seite, und zwar nur in ihren Endteilen, während der mittlere und ventrale Teil mit basophilen, kolbigen Drüsen versehen ist. In sehr geringer Zahl kommen sie auf der dorsalen Fußseite zum Vorschein.

Zusammenfassung und Schlußfolgerungen.

Die Hautdrüsen der *Cephalaspidea* können wir in fünf große Gruppen einteilen: I. Kopfschilddrüsen, II. Drüsen des Mundapparates, III. Fußdrüsen, IV. Manteldrüsen, V. in der Haut zerstreute Drüsen.

I. Am stärksten entwickelte Kopfschilddrüsen zeigt *Actaeon tor-*

natilis und *Bulla hydatis*. Sie erscheinen bei diesen zwei Arten als kompakte, dichte Drüsenhaufen, bei *Philine aperta* und *Gastropteron Meckelii* dagegen weist diese Gegend nur zerstreute Drüsenzellen auf. Die für die *Cephalaspidea* so charakteristischen Kopfschilddrüsen können also in dieser Gruppe nicht als ein allgemeines Merkmal betrachtet werden.

II. Andere Verhältnisse finden wir in den Drüsen des Mundapparates. In dieser Gegend zeigen alle hier in Betracht gezogenen Arten eine große Fülle von Drüsen, so daß in diesem Bereiche mehrere Gruppen unterschieden werden müssen. Um für diese Einteilung eine Grundlage in der Topographie der Mündungen der einzelnen Drüsengruppen zu gewinnen, mußte der sich vor der Bukkalmasse erstreckende Mundapparat genau untersucht werden, was infolge der in der betreffenden Literatur herrschenden Verwirrung mit einigen Schwierigkeiten verbunden war.

Bei allen *Cephalaspidea* können wir im Mundapparate folgende Partien unterscheiden: Die in der Mitte des Kopfschildes verlaufende, die Mundlippen enthaltende Rinne führt in den Trichter; diese öffnet sich in den Mund, in welchen der den Mund mit der Bukkalmasse verbindende Rüssel hineinragt. Wir heben besonders die reich mit Ganglien versehenen Mundlippen [1]) und die sehr charakteristische, s. g. Trichterausstülpung, eine bis in die Gegend der Bukkalmasse reichende Ausstülpung der hinteren Trichterwand nach hinten, hervor. Das Einteilungsschema der hier auftretenden Drüsenmassen ist etwa folgendes:

1) Mundsegeldrüsen,

2) Drüsen der Rinne,

3) Trichterdrüsen, u. zw.: a) dorsale, b) ventrale, c) laterale, d) die vordere Trichterausstülpung umgebende Drüsenmasse,

4) Munddrüsen,

5) die ventral vom Munde gelegenen Drüsenmassen,

6) Rüsseldrüsen.

Von diesen Drüsenkomplexen verdienen drei besonders hervorgehoben zu werden, da sie allen Arten eigen sind, u. zw.: 1) Mund-

[1]) Diese Innervierung, mit der wir uns übrigens nicht näher befaßt haben, ist ein Teil des Hankok'schen Organs. Mazzarelli, Ricerche intorno al cosi detto „Apparato olfatorio" delle Bulle. Ricerche Lab. Anat. Roma ed altri Lab. Biologici, Vol. IV, 1895, T. 13.

lippendrüsen, 2) ventrale Trichterdrüsen, 3) Rüsseldrüsen. Fast allen Arten gemeinsam sind mit Ausnahme von *Actaeon t.* die dorsalen Trichterdrüsen, die den Trichter halbkreisförmig von der dorsalen Seite umgeben. Die übrigen Drüsenmassen finden sich nur bei einzelnen Arten. Es sind dies: Die bei *Gastropteron M.* ventral vom Munde erscheinende, durch abweichende Lage, Bau und Natur charakteristische Drüsenmasse, wie auch die nur bei dieser Art vorkommenden lateralen Trichterdrüsen, der die vordere Trichterausstülpung bei *Philine ap.* umgebende Drüsenkomplex und die Drüsen der Mundrinne bei *Bulla hyd.* Die Munddrüsen treten bei *Actaeon t.* zu beiden Seiten des Mundes auf. Der Mund von *Bulla hyd.* ist dagegen von einer ringförmigen Drüsenschichte umgeben.

III. In den Fußdrüsen finden wir bei den *Cephalaspidea* eine weitgehende Mannigfaltigkeit. Sie zeigen extreme Unterschiede vom völligen Mangel bis zur überreichen Fülle. Am reichsten entwikkelt finden wir sie bei *Bulla hyd.*, denn diese besitzt sogar zwei Drüsenkomplexe, einen auf der Sohle, einen anderen auf der dorsalen Seite des Fußes. Der erstere stellt die Fußsohlendrüse dar und ist mit der von Thiele bei *Prosobranchiata* beschriebenen Fußsohlendrüse zu homologisieren. Den zweiten, d. i. den dorsalen Drüsenkomplex betrachtet Thiele (bei *Haminea hydatis*) als die auf die dorsale Seite versetzte Lippendrüse der *Prosobranchiata*. Gegen diese Annahme spricht aber der Umstand, daß der ganze mittlere Teil dieses Komplexes die ventrale Trichterdrüse bildet. Auch erscheint der Name „Lippendrüse" für ein im Fuße liegendes und keinen morphologischen Zusammenhang mit dem Mundapparat aufweisendes Organ unpassend. Richtiger wäre es, mit Lang das in Rede stehende Organ als die „vordere Fußdrüse" zu bezeichnen und den Namen „Lippendrüse" für eigentliche Lippendrüsen zu lassen. Den letzteren Namen hat Thiele für zwei verschiedene Organe verwendet, einmal für die Drüsen im vorderen Fußteile, ein andermal für die bei *Actaeon tornatilis* in den Mundlippen eingelagerten Drüsenmassen. Um Mißverständnissen vorzubeugen, wäre für die von Thiele einzig bei einer jungen *Haliothis* vorne im Fuße beobachtete und von ihm als „vordere Fußdrüse" bezeichnete Drüse ein neuer Namen zu wählen.

Der *Bulla hyd.* am nächsten steht *Actaeon t.*, der eine besonders auf der rechten Körperseite stark entwickelte Fußsohlendrüse

besitzt. Bei *Philine ap.* finden wir dagegen außer wenigen zerstreuten Drüsen keine besondere Drüsenschicht im Fuß. Eine besondere Stellung nimmt in dieser Reihe *Gastropteron M.* ein; wir finden hier zwar im vorderen Fußteile identische Verhältnisse wie bei *Philine ap.*, im hinteren dagegen eine hoch differenzierte, von uns bereits eingehend beschriebene Drüse.

In ihrer Natur und ihrem histologischen Bau zeigen die drei bisher zusammengestellten Partieen von Drüsen eine große Übereinstimmung und Gleichförmigkeit. Es sind dies Schleim oder eine ähnliche Substanz absondernde, in jedem Falle basophile Drüsen. Als Bautypus erscheint hier ein kolbenförmiges, aus einzelligen Drüsen zusammengesetztes Drüsensäckchen. Eine besondere Stelle nehmen nur die bei *Gastropteron M.* ventral vom Munde gelegenen Drüsenmassen ein.

IV. Mit Ausnahme von *Gastropteron Meckelii*, dessen Mantel bis auf einen dünnen Mantelsaum reduziert ist, zeigen die *Cephalaspidea* im Bau des Mantels große Übereinstimmung. Wir finden hier immer zwei Mantellappen, einen oberen und einen unteren. In der hinteren Körperregion bilden die beiden den blinden Mantelfortsatz, der bei *Actaeon t.* reichlich, bei *Philine ap.* viel spärlicher mit Drüsen versehen ist; bei *Bulla hyd.* konnte ich diese Verhältnisse nicht feststellen. Überdies habe ich in den Manteldrüsen zwei Gruppen unterschieden: 1) die Hypobranchialdrüse und 2) die eigentliche Manteldrüse. Die Hypobranchialdrüse ist am besten bei *Actaeon t* entwickelt, viel schwächer bei *Bulla hyd.*, bei *Philine aperta* fehlt sie ganz. Bei der letztgenannten Art finden wir dagegen ein in der hinteren Mantelgegend auftretendes Drüsenfeld.

2) In ihrem Bau nähert sich die eigentliche Manteldrüse bei *Bulla hyd.* am meisten der von *Acera bullata* und ist ganz verschieden von der bei *Actaeon tornatilis*. *Philine aperta* hat keine Manteldrüse.

V. Die in der Haut zerstreuten Drüsenzellen treten fast bei allen hier besprochenen Arten übereinstimmend auf. Im allgemeinen kann man hier zwei Arten von basophilen und azidophilen Drüsenzellen unterscheiden. Diese finden wir bei *Gastropteron M.* und *Philine ap.*; *Actaeon t.* besitzt keine vielzelligen azidophilen Drüsen; bei *Bulla hyd.* treten an deren Stelle anders gebaute azidophile Drüsenzellen auf; überdies finden wir bei dieser Art die nur für sie charakteristischen Drüsenkrypten.

Zum Schluß will ich noch die charakteristische Stellung des *Actaeon t.* bezüglich der Hautdrüsen in der Cephalaspideengruppe hervorheben. Man findet nämlich, daß die phylogenetisch jüngeren Drüsenkomplexe (Thiele) bei dieser Art — im Vergleiche mit übrigen Formen dieser Gruppe — viel schwächer entwickelt sind, die phylogenetisch älteren dagegen, wie die Hypobranchial- und die Fußdrüsen als stark entwickelte Komplexe auftreten. Diese Tatsache wäre ein neuer Beitrag zur Bestätigung der Annahme, daß *Actaeon t.* als eine phylogenetisch alte Form zu betrachten ist.

Aus dem Vergleichend-anatomischen Institut der Universität Lemberg.

Literaturverzeichnis.

1) Vayssière A. Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés. Annales des sciences naturelles, 1879—1880.

2) Bergh R. Die Gattung *Gastropteron.* Zool. Jahrb. 1894, Anat. Abt., Bd. 7.

3) Pelseneer P. Recherches sur divers Opistobranches. Mémoires couronnés et Mém. des savants étrangers publ. p. Acad. royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique, 1894, T. 53.

4) Rawitz B. Die Fußdrüse von *Gastropteron Meckelii.* Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 1898, Bd. 15.

5) Pérrier R., Fischer H. Sur la cavité palléale et ses dépendances chez les Bulléens, Comptes-Rendus des séances de l'Acad. des Sciences, 1909, T. 148.

6) Thiele J. Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1897, Bd. 62, S. 632—670.

7) Babor J. F. Über die wahre Bedeutung des s. g. Semperschen Organes der Styllommatophoren. Ber. Böhm. Ges. Wiss. Math.-Nat. Kl. 1895.

8) Lang A. Lehrb. der vergl. Anat. der wirbellosen Tiere. Erste Lieferung. Mollusca. Bearbeitet von Dr. Karl Hescheler, 1900.

9) Bergh R. Semper's Reisen im Archipel der Philippinen. VII B. Malakologische Untersuchungen: Bullacea. Zweite Lieferung, 1901.

10) Pérrier R., Fischer H. Recherches anatomiques et histologiques sur la cavité palléale et ses dépendances chez les Bulléens. Ann. Sc. nat., Zool. 1911 (9), T. 14, p. 1—190, Pl. 9.

11) Bernard F. Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. nat. Zool. T. 9 (7), 1890.

12) Gilchrist J. D. Beiträge zur Kenntnis der Anordnung, Korrelation und Funktion der Mantelorgane der Tectibranchiata. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1894, Bd. 28, S. 408—459.

13) Guiart J. Contribution à l'étude des Gastéropodes opistobranches et en particulier des Céphalaspides. Mém. Soc. Z. France, T. 14, p. 1—219.

14) Rawitz B. Die Fußdrüse der Opistobranchier. Abhandl. d. kön. Akad. der Wissensch. zu Berlin, 1887.

15) Pérrier R., Fischer H. Les glandes palléales de défense chez le *Scaphander lignarius* L. Comptes-Rendus des séances de l'Acad. des Sciences, 1908. T. 146, p. 1163—1166.

16) Pérrier R., Fischer H. Anatomie et histologie comparée des glandes de Blochmann chez les Tectibranches. Ibid. p. 1335—1337.

17) Carière J. Die Fußdrüse der Gastropoden. Zool. Anz., Nr. 100, 1891.

18) Blochmann F. Über die Drüsen des Mantelrandes bei *Aplysia* und verwandten Formen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1883, Bd. 38. S. 411—418.

19) List J. H. Zur Kenntnis der Drüsen im Fuße von *Tethys fimbriata*. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1887, Bd. 45, S. 308—326.

20) Nussbaum M. Über den Bau und die Tätigkeiten der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. 1889, Bd. 16.

21) Heidenhain M. Plasma und Zelle. 1907, I. Abt.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit Reichert'schem Mikroskop und mit dem Zeichenapparat von Zeiss gezeichnet. In manchen Fällen bediente ich mich auch des Zeiss'schen Objektivs a_2.

Tafel XLVIII.

Gastropteron Meckelii.

Fig. 1. Umrisse eines quer durchschnittenen Ausführungsganges der hinteren Fußsohlendrüse. 6: Rawitz's Kolben; 8, 9, 10: Rinne des Ausführungsganges. Ok. II, Obj. 3.

Fig. 2. Querschnitt durch den Mundapparat. 1: Parapodien; 2: Trichter; 3: ventrale Trichterdrüsen in den Parapodialhügeln; 4: Mund; 5: Rüssel; 6: ventral vom Munde gelegene Drüsenmassen; 7; Trichterausstülpung. Ok. II, Obj. a_2.

Fig. 3. Längsschnitt durch den Kopfschild, schematisch. 2: Trichter; 3: ventrale Trichterdrüsen; 4: Mund; 5: Rüssel; 7: Trichterausstülpung; 8: Fuß; 9: Bukkalmasse; 10: Mundrinne; 11: Kopfschild.

Fig. 4. Querschnitt durch den vorderen Teil des Kopfschildes. 1: Mundrinne; 2: Mundlippen mit den Drüsenhäufchen. Ok. II, Obj. a_2.

Philine aperta.

Fig. 5. Querschnitt durch den Mundapparat. 1': gefalteter Trichter; 2: Mund; 3: Rüssel mit Drüsen. Ok. II, Obj. 3.

Fig. 6. Schematische, den Bau des in der hinteren Mantelregion liegenden Drüsenfeldes darstellende Zeichnung.

Fig. 7. Querschnitt in der Gegend des blinden Mantelfortsatzes. *a*: linke, *b*: rechte Körperseite. 1: oberer, 2: unterer Mantellappen; 3: Mantelhöhle; 4: blinder Mantelfortsatz; 5: Eingeweidesack; 6: Schalenhöhle; 7: Schalenspur; 8: Scheidewand zwischen dem blinden Mantelfortsatz und der Mantelhöhle. Ok. II, Obj. a_2.

Actaeon tornatilis.

Fig. 8. Querschnitt in der Gegend des Mundapparates. 1: Mundrinne; 2: verdickter Kopfschildrand; 3: verdickter Fußrand; 4: Einstülpung des vorderen Fußrandes; 5: Trichter; 6: Mund; 7: Trichterausstülpung; 8: Mundlippendrüsen; 9: ventrale Trichterdrüsen; 10: Munddrüsen; 11: linke Speicheldrüse; 12: Fußsohlendrüse. Ok. II, Obj. a_2.

Bulla hydatis.

Fig. 9. Der vordere Körperteil, von der ventralen Seite gesehen. 1: Kopfschild; 2: Spalte; 3: Mundrinne; 4: Fuß; 5: dorsale Drüsenschichte im Fuße.

Fig. 10. Querschnitt durch den vordersten Teil des Kopfschildes. 2: die den Mund umgebende Spalte; 3: Mundlippendrüsen; 4: Mundrinne; 5: Kopfschilddrüsen; 6: Nervenganglien in den Mundlippen. Ok. II, Obj. a_2.

Fig. 11. Querschnitt durch den Kopfschild in der Gegend der Rinne. 1: Fuß; 2: stark innervierte Mundlippen; 3: Mundrinne; 4: ihre Drüsen; 5: Kopfschilddrüsen. Ok. II, Obj. a_2.

Fig. 12. Querschnitt durch den Kopfschild in der Gegend des Trichters. 1: Trichter; 2: Fußsohlendrüse; 3: Mundrinne; 4: dorsale Drüsenschichte des Fußes; 5: Kopfschilddrüsen; 6: dorsale Trichterdrüsen. Ok. II, Obj. a_2.

Fig. 13. Querschnitt in der Gegend des Rüssels und der Bukkalmasse. 1: Mund; 2: Rüssel; 3: Rüsseldrüsen; 4: Trichterausstülpung; 5: ihre Drüsen; 6: der Anfang der Bukkalmasse; 7: Kiefer; 8: kutikulares Rüsselepithel.

Fig. 14. Querschnitt durch den oberen Mantelrand. 1: Muskeln; 2: ventrales Drüsenepithel; 3: subepitheliale Drüsenzellen; 4: eine Zelle der Manteldrüse mit vielzelligem Ausführungsgang; 5: kleinere Drüsenzellen; 6: ihre Hülle; 7: ihr Kern; 8: Inhalt einer Manteldrüsenzelle. Ok. II, Obj. 3.

Tafel XLIX.

Gastropteron Meckelii.

Fig. 15. Querschnitt durch die hintere Fußsohlendrüse: *a*: ventrale Seite; *b*: dorsale Seite; 1: Lumen des Ausführungsganges; 2: Drüsensäckchen, deren Ausführungsgänge zu beiden Seiten in den gemeinsamen Ausführungsgang münden; 3: dorsoventrale Fußmuskeln; 4: niedriges, mit langen Wimpern versehenes Zylinderepithel; 5: hohes, helles Zylinderepithel, aus bewimperten Stützzellen zusammengesetzt, mit den Mündungen zahlreicher Ausführungsgänge. Ok. IV, Obj. 3.

Fig. 16. Längsschnitt durch zwei Drüsensäckchen der hinteren Fußsohlendrüse. 1: Tunica propria; 2: in der Wand derselben liegende Kerne; 3: Ausführungsgänge einzelner Drüsenzellen; 4: das aus Körnchen zusammengesetzte Netz; 5: sternförmige Kerne; 6: Epithel des Ausführungsganges; 7: bewimperte Stützzellen; 8: Anfang des niedrigen Zylinderepithels; 9: das die Maschen des Netzes ausfüllende Sekret. Ok. II, Obj. 9.

Fig. 17. Längsschnitt durch den Fundus eines Drüsensäckchens aus der hinteren Fußsohlendrüse; einzelne Drüsenzellen zeigen hier verschiedene Funktionsstadien. 1: Zwei regenerierende Zellen, deutlich voneinander abgegrenzt, mit run-

den granulären Kernen; 2: vier mit Inhalt versehene Zellen, deren Kerne als dunkle, strukturlose Flecken erscheinen. Ok. II, Obj. 9.

Fig. 18. Längsschnitt durch ein Drüsensäckchen aus der hinteren Fußsohlendrüse, das einen zweiästigen Ausführungsgang und einen bedeutend erweiterten basalen Teil zeigt. Nähere Erklärung wie in Fig. 16. Ok. IV, Obj. 9.

Fig. 19. Längsschnitt durch ein regenerierendes Drüsensäckchen. 9: einzelne, deutlich abgegrenzte Drüsenzellen; 10: körniges Protoplasma; 11: blasenförmiger, granulärer Kern. Das übrige wie in Fig. 16. Ok. IV, Obj. 9.

Fig. 20. Niedriges Zylinderepithel aus dem Ausführungsgange der hinteren Fußsohlendrüse. 1: *Membrana basilaris*; 2: doppelt konturierter Saum; 3: Wimpern; 4: Becherzelle; 5: Bindegewebe. Ok. IV. Obj. Hom. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 21. Hohes Zylinderepithel aus dem Ausführungsgange der hinteren Fußsohlendrüse. 1: Mündungen der Drüsensäckchen; 2: Stützzelle; 3: Drüsenzelle. Ok. II, Obj. Hom. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 22. Querschnitt durch den vorderen Teil des Trichters. 1: Parapodialhügel; 2: Trichter; 3) ventrale Trichterdrüsen in den Parapodialhügeln; 4: laterale Trichterdrüsen; 5: dorsale, in Muskeln und Bindegewebe eingebettete Trichterdrüsen; 6: kreisförmig und radiär verlaufende Muskeln; 7: Mundlippendrüsen; 8: Mündungen der lateralen Trichterdrüsen (helles Epithel) 9: Mündungen der ventralen Trichterdrüsen. Ok. II, Obj. a_2.

Fig. 23. Querschnitt durch das hintere Ende der Trichterausstülpung. 1: das Lumen der Ausstülpung; 2: Trichter; 3: Mund; 4: ventrale, die Ausstülpung ringförmig umgebende und in dieselbe mündende Drüsenzellen; 5: Trichterdrüsen; 6: Muskeln; 7: Ganglien. Ok. II, Obj. 3.

Fig. 24. Längsschnitt durch zwei zusammengeflossene Drüsenzellen, deren Ausführungsgänge noch separat verlaufen. Ok. II, Obj. Hom. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 25. Drüsenlappen aus der ventral vom Munde gelegenen Drüsenmasse. 1: Bindegewebshülle; 2: Kern; 3: azidophile, mit Granula gefüllte Zelle. Ok. II, Obj. 7.

Fig. 26. Basophile Zelle aus dem Fuße. Ok. II, Obj. Hom. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 27. Basophile Drüsen aus den Parapodien. Ok. II, Obj. 7a.

Fig. 28. Dieselben Zellen wie in Fig. 27 aus Flemming's Gemisch. Ok. II, Obj. Hom. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 29. Einzellige, azidophile Drüse aus dem dorsalen Körperteil. Ok. IV, Obj. Hom. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 30. Vielzellige, azidophile Drüse aus derselben Gegend. Ok. IV, Obj. Hom. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 31. Azidophile Drüsenzellen aus der ventralen Seite des Kopfschildes. Ok. IV, Obj. Hom. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 32. Azidophile (1, 2, 3) und basophile (4) Drüsenzellen aus dem Parapodium. Ok. IV, Obj. Hom. Immers. $^1/_{12}$.

Philine aperta.

Fig. 33. Die die Trichterausstülpung umgebenden Drüsen. 1: Lumen der Trichterausstülpung; 2: Drüsenmassen; 3: ihre Mündungen; 4: Ganglien. Ok. IV, Obj. 3.

Fig. 34. Querschnitt durch das Drüsenfeld in der hinteren Mantelregion.

1: Mantelhöhle; 2: Mantelspalte; 3: der mit der Drüse in die Mantelspalte hineinragende Hautzipfel. Ok. II, Obj. 3.

Fig. 35. Querschnitt durch das Drüsenfeld in der hinteren Mantelregion, von einem anderen Exemplar. 1: Mantelhöhle; 2: unterer Mantellappen. Ok. II, Obj. 3.

Fig. 36. Epithel des Ausführungsganges aus dem Drüsenfelde. 1: Basilarmembran; 2: Stützzellen; 3: Wimpern. Ok. II, Obj. Hom. Immers. $^{1}/_{12}$.

Fig. 37. Azidophile, kolbige Drüsenzelle aus der Gegend der Mantelfalten. 1: Drüsenzelle; 2: drüsiges Mantelepithel, welches der Ausführungsgang der Zelle durchbricht; 3: Drüsenzellen; 4: Stützzellen. Ok. II, Obj. Hom. Immers. $^{1}/_{12}$.

Actaeon tornatilis.

Fig. 38. Querschnitt durch den vorderen Fußteil in der Gegend der Trichterausstülpung. 1: Einstülpung des vorderen Fußrandes; 2: Fußepithel; 3: Fußdrüsen; 4: Trichterausstülpung; 5: Drüsen derselben; 6: helles Epithel an der Mündungsstelle der Drüsen. Ok. II, Obj. 5.

Fig. 39. Drüsenzellen aus der Hypobranchialdrüse. 1: Basilarmembran; 2: basophile Becherzellen; 3: Stützzelle. Ok. II, Obj. 9.

Fig. 40 *a*. Das hohe Wimperepithel in der Mantelhöhle. 1: Basilarmembran; 2: mit Chromatinstäbchen versehene ovale Kerne; 3: Saum; 4: Wimpern; 5: runde Kerne. Ok. II, Obj. 7 a.

Fig. 40 *b*. Querschnitt durch das hohe Wimperepithel in der Mantelhöhle. 1: ovale Kerne; 2: runde Kerne; 3: Chromatinstäbchen; 4: Chromatinbrocken; 5: mundartiges Gebilde. Ok. II, Obj. Hom. Immers. $^{1}/_{12}$.

Fig. 41. Querschnitt durch den blinden Mantelfortsatz. 1: gefaltetes dorsales Drüsenepithel; 2: zylindrisches, bewimpertes Epithel; 3: ventrales Drüsenepithel; 4: lakunäres Bindegewebe. Ok. II, Obj. 3.

Bulla hydatis.

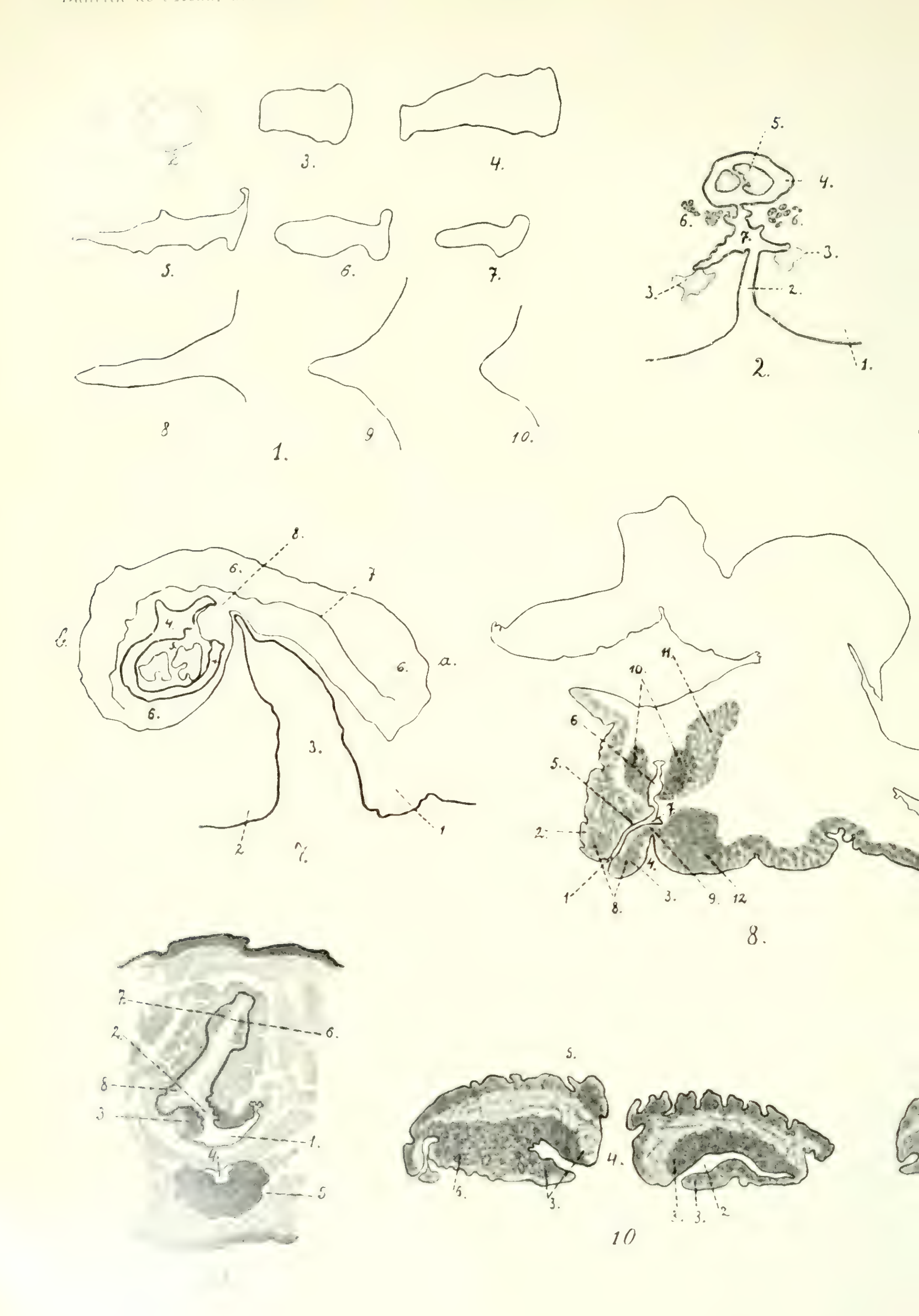
Fig. 42. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Mundrinne. 1: innervierte, die Mundrinne begrenzende Leisten; 3: verschlossene Mundrinne; 4: ihre Drüsen. Ok. II, Obj. a_2.

Fig. 43. Drüsen der Trichterausstülpung. 1: Trichterausstülpung; 2: ihre Drüsen, d. h. ventrale Trichterdrüsen. Ok. II, Obj. 3.

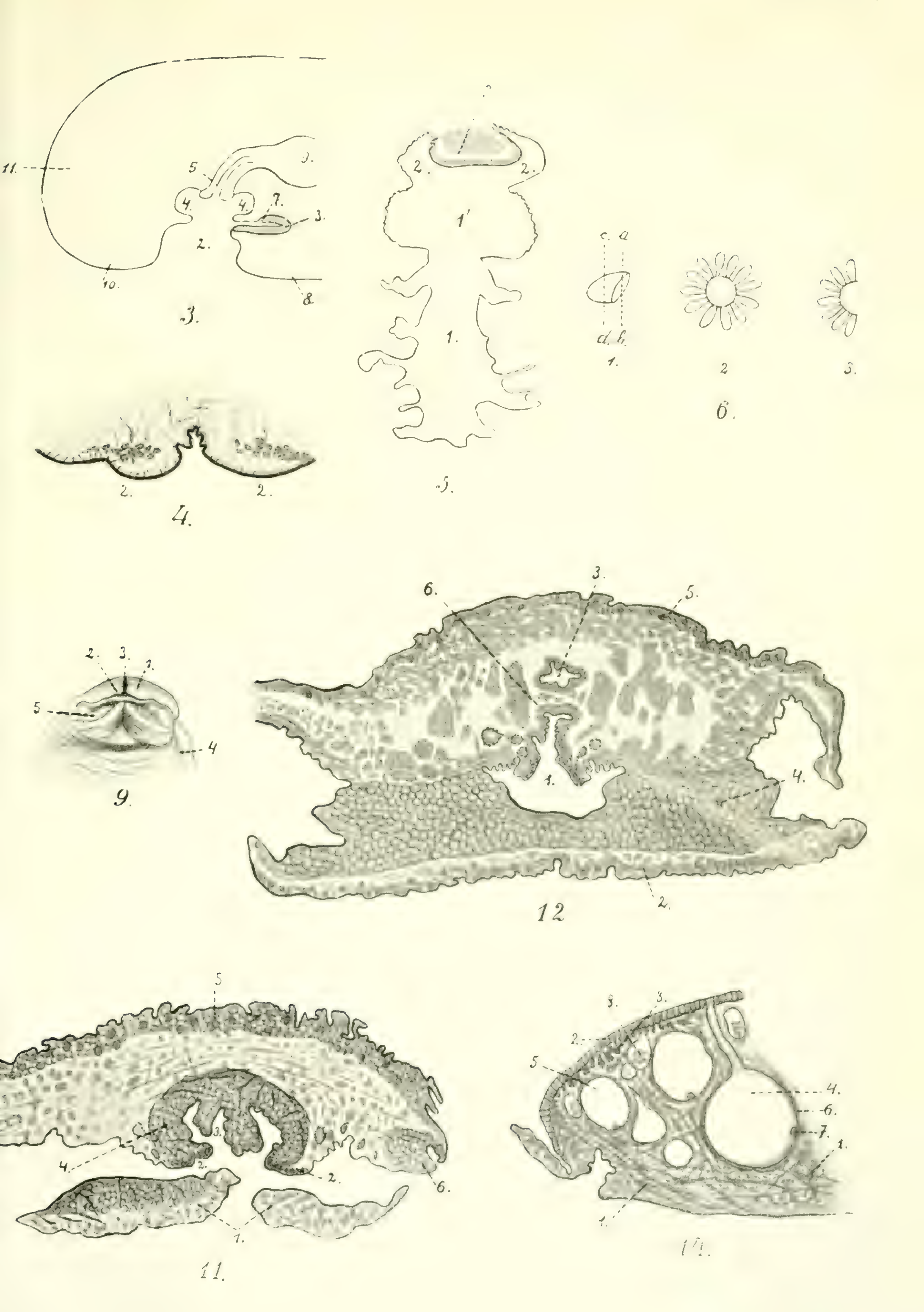
Fig. 44. Eine Manteldrüsenzelle. 1: Hülle; 2: Kern; 3: bewimperter Ausführungsgang; 4: drüsiges, ventrales Mantelepithel. Ok. II, Obj. 5.

Fig. 45. Azidophile Hautdrüsenzelle. Ok. IV, Obj. 9.

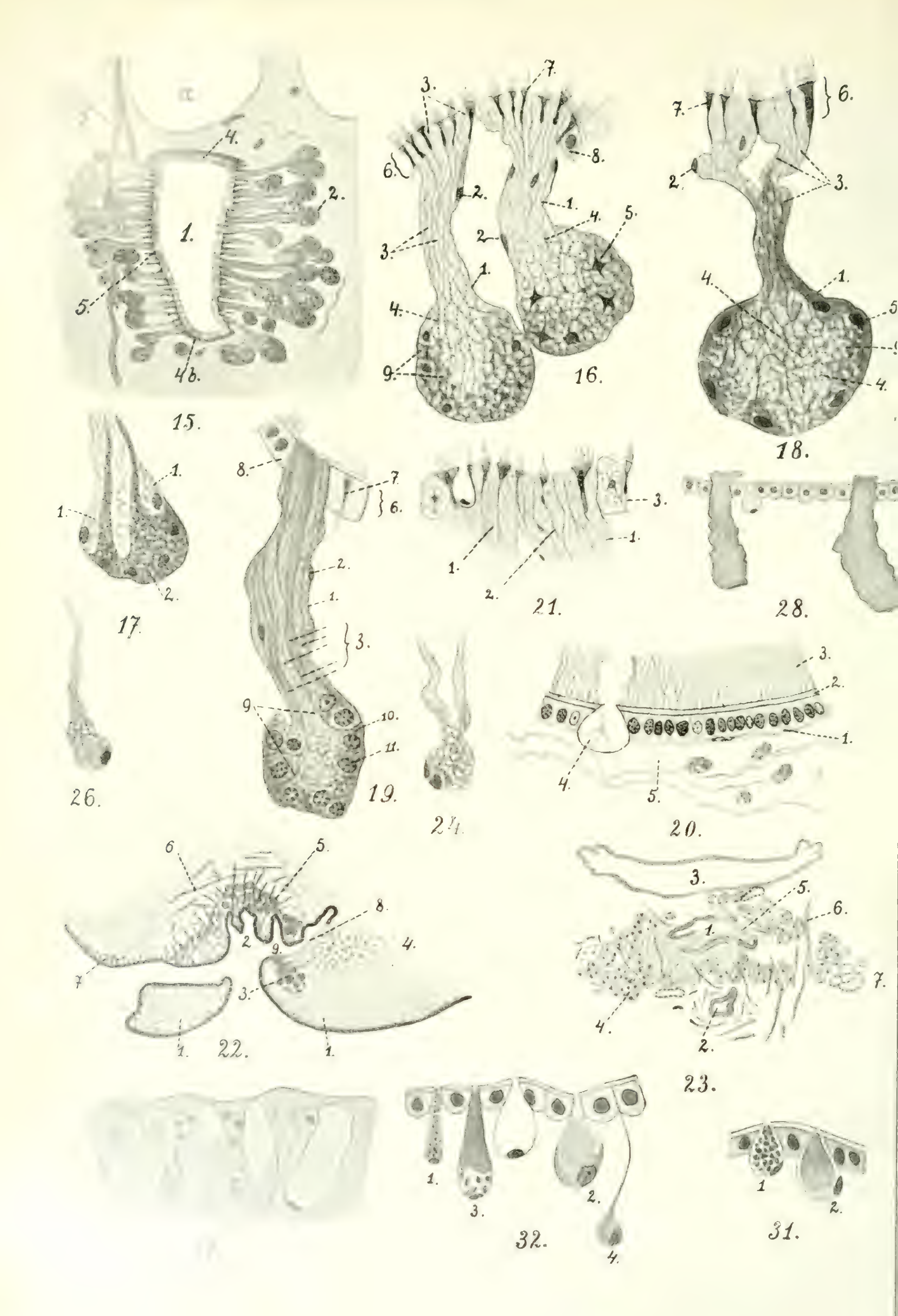
Fig. 46. Drüsige Hautkrypte. Ok. II, Obj. 9.

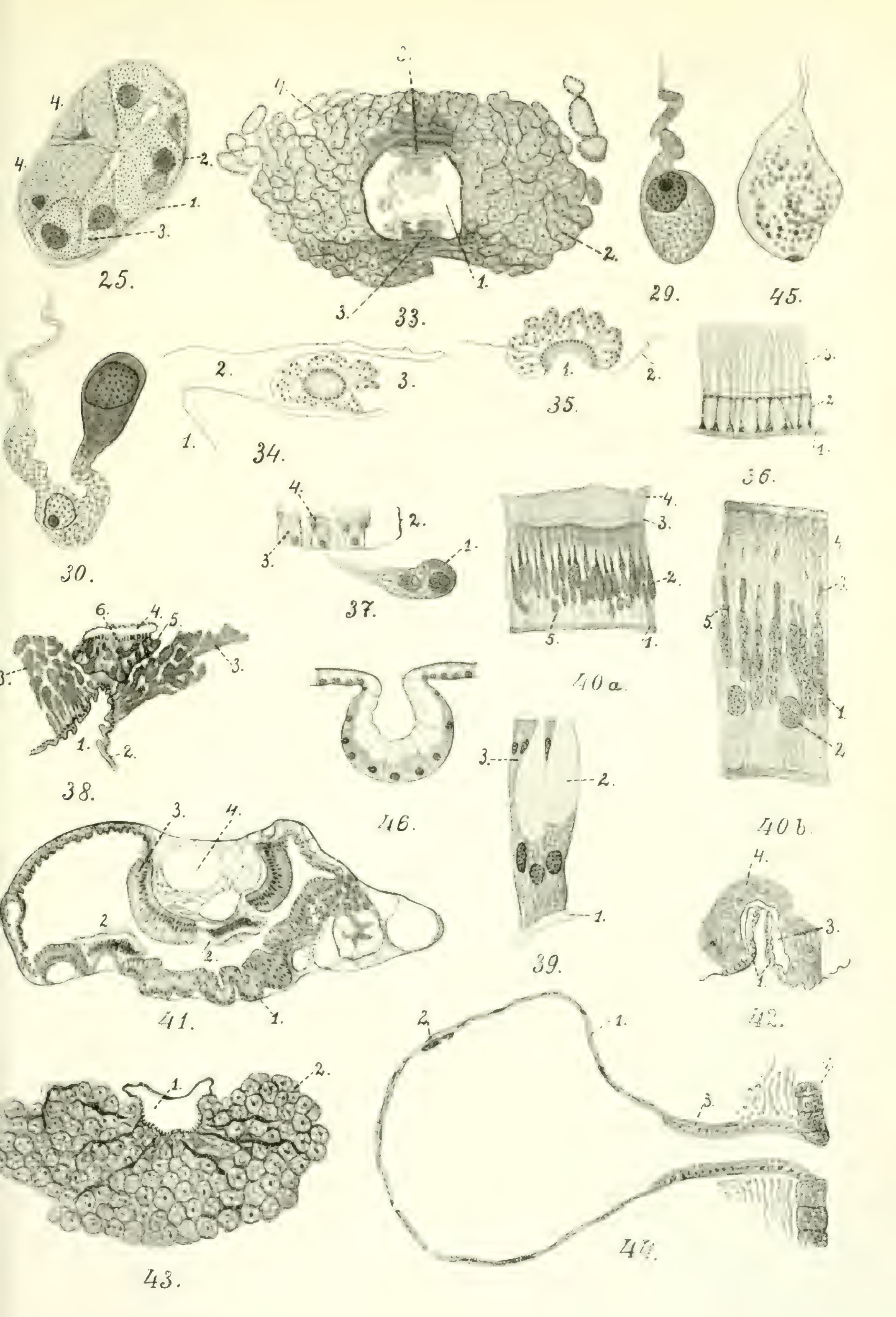


1.
2.
7.
8.
10



3.
4.
5.
6.
9.
11.
12
14.


15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
26.
28.
31.
32.


25.
33.
29.
45.
30.
34.
35.
36.
37.
40 a.
40 b.
38.
46.
39.
41.
42.
43.
44.

Przyczynek do znajomości kiełkowania pąków zimowych roślin wodnych. — Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Winterknospen der Wasserpflanzen.

Note préliminaire

de M. ***P. WIŚNIEWSKI,***

présentée par M. M. Raciborski m. c. dans la séance du 1 Juillet 1912.

(Planche L).

Die Untersuchungen von Johannsen (6), Klebs (7), Molisch (13), Müller-Thurgau (14), Howard (4), Bos (1), Weber (19) und Jesenko (5) zeigten, daß man durch Einwirkung äußerer Faktoren, wie die Wirkung des Äthers, des Alkohols, des galvanischen Stroms, niedriger Temperatur, des Trocknens, osmotischen Drucks, der Wassereinspritzung, hoher Temperatur, der Verletzung u. s. w. eine Verkürzung der Ruheperiode unserer terrestren Holz- und Krautgewächse erzielen kann.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, die auf Anregung des Herrn Geheimrats Prof. Dr. G. Klebs in Angriff genommen wurde, ist, die Bedingungen der Keimung der Winterknospen bei Wasserpflanzen zu erforschen. Bei diesen Pflanzen können sich, wie bekannt, die Winterknospen von der Mutterpflanze trennen, und wir gewinnen dadurch die Möglichkeit, auf diese Knospen unmittelbar durch äußere Faktoren einzuwirken, ohne daß dabei die Mutterpflanze beeinflußt wird.

Wir haben die Absicht, erst später die Ergebnisse unserer Forschungen ausführlich zu behandeln; hier möchten wir nur kurz einzelne Resultate, besonders aber die bezüglich der Bedingungen der Keimung der Winterknospen von *Hydrocharis Morsus ranae* L. gewonnenen mitteilen.

Die in meinen Versuchen verwendeten Knospen wurden teilweise in den letzten Oktobertagen, hauptsächlich aber im November des Jahres 1911 gesammelt. Dieses Versuchsmaterial wurde bis

zum 12. Dezember in von Zeit zu Zeit gewechseltem Regenwasser in einem kühlen Gewächshaus (das nur bei Temperatur unter 6° C. geheizt wurde) aufbewahrt und dann in einem Eisschrank bei 4—6° C. eingeschlossen gehalten.

Die Versuche wurden größtenteils bei Tageslicht in zwei warmen Gewächshäusern ausgeführt. In einem von ihnen, das ich im folgenden als „erstes" bezeichne, stand die Temperatur meistens bei 17—27° C.; in dem anderen, dem „zweiten", betrug sie etwa 21·5—30° C. Die Knospen wurden in mit Regenwasser gefüllten Einmachegläsern, deren Höhe 10 cm und die Breite 4—6 cm betrug, aufbewahrt.

Im folgenden werden die Versuchsbedingungen nur dann angegeben, wenn sie von den eben erwähnten abwichen.

Die Ergebnisse unserer Arbeit ordnen wir in folgender Weise:

I. Die Keimfähigkeit der Knospen von *Hydrocharis Morsus ranae* L. in einem warmen Gewächshaus in verschiedenen Stadien der Ruheperiode.

II. Der Einfluß der Verwundung und anderer äußerer Faktoren auf die Beschleunigung der Keimung der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* L.

III. Der Einfluß des Lichts auf die Keimung der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Potamogeton pusillus* L. und *Utricularia vulgaris* L.

a) Die Verlängerung der Ruheperiode bei *Hydrocharis M. r.* L. durch Kultivierung im Dunkeln.

b) Der Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Keimung dieser Knospen im Dunkeln.

c) Der Einfluß des Lichts auf die Entwicklung der äußeren und der inneren Knospenblätter der *Hydrocharis M. r.* L.

d) Der Einfluß des Lichtes auf die Keimung der Winterknospen von *Myriophyllum verticillatum* L., *Potamogeton pusillus* L. und *Utricularia vulgaris* L.

Außerdem beschreiben wir noch:

IV. die Entwicklung isolierter Blätter der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* L.,

V. die Fähigkeit der Knospenteile von *Hydrocharis M. r.* L. zur weiteren Entwicklung,

VI. die Entstehung der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* L. in Gewächskulturen.

I. Die Keimfähigkeit der Knospen von *Hydrocharis Morsus ranae* L. in einem warmen Gewächshaus in verschiedenen Stadien der Ruheperiode.

Zweierlei Winterknospen von *Hydrocharis Morsus ranae* L. wurden in unseren Versuchen benutzt. Die einen stammen aus der Umgebung von Hockenheim und wurden am 30. Oktober gesammelt, die anderen aus der Umgebung von Mutterstadt vom 8. November. Wie die Tabelle I zeigt, verhielten sich die beiden Gruppen in bezug auf die Keimung verschieden [1].

TABELLE I [2].

Die Keimung im ersten Gewächshaus der in Mutterstadt am 8/XI und in Hockenheim am 30/X gesammelten Knospen.

	Die Zeit der Unterbringung der Knospen in einem warmen Gewächshaus	Die Anzahl der in den Versuchen gebrauchten Knospen	Es keimten nach zwei Wochen	Bis zum 15/2 keimten	Bis zum 15/3 keimten
Mutterstadt	15—30/11	100	0	2%	39%
	15—30/12	100	12%	22%	40%
	15/1	40	30%	65%	65%
Hockenheim	15/11	50	24%	50%	70%
	15/12	50	56%	88%	90%
	20/1	80	95%	95%	95%

Aus dieser Tabelle wollen wir vorläufig keine Schlüsse über die die Keimungsfähigkeit etwa beschleunigenden Bedingungen ziehen. Ohne auf die Gründe dieser Tatsache näher einzugehen, machen wir nur auf das verschiedene Verhalten der beiden Gruppen der Knospen in bezug auf die Zeit der Keimung aufmerksam.

Wie man aus der obigen Tabelle ersieht, zeigte ein gewisser Prozentsatz der Knospen gleich am Anfange der Ruheperiode Keimungsfähigkeit. Je näher das Frühjahr heranrückte, desto größer war auch der Prozentsatz der keimenden Knospen in beiden Grup-

[1]) Vgl. auch Glück (2a), Klebs (7c).

[2]) Die Prozente sind in ganzen Zahlen angegeben.

pen. Während aber von dem in Mutterstadt gesammelten und in einem warmen Gewächshaus aufbewahrten Versuchsmaterial nach zwei Wochen keine Knospe keimte, und noch am 15. Februar kaum 2% keimende Knospen festgestellt werden konnten, keimten von dem in Hockenheim gesammelten und beinahe gleichzeitig im ersten Gewächshaus untergebrachten Material nach zwei Wochen schon 24% und bis zum 15. Februar 50% Knospen. Auch bei den später in das Gewächshaus hereingebrachten Knospen zeigten die in Hockenheim gesammelten immer einen höheren Prozentsatz keimender Knospen als die aus Mutterstadt. Dieses verschiedene Verhalten der beiden Gruppen von Knospen erlaubte uns, bald die eine, bald die andere Gruppe für unsere Versuche zu gebrauchen, je nachdem diese oder jene sich besser für unsere Zwecke eignete.

II. Der Einfluß der Verwundung und anderer äußerer Faktoren auf die Beschleunigung der Keimung der Winterknospen von *Hydrocharis Morsus ranae* L.

Klebs (7c) stellte fest, daß, wenn man die Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* L. in zwei gleiche Teile der Länge nach durchschneidet, die beiden Hälften schon nach ein paar Tagen zu keimen anfangen. Es war unsere Aufgabe, diese Tatsache ausführlicher zu analysieren.

Die Keimung kann wohl durch folgende Ursachen hervorgerufen worden sein:

1) durch Verwundung,

2) durch Verringerung des mechanischen Druckes in der Knospe,

3) durch den Kontakt der Schnittfläche mit Luft, Wasser und Licht.

Zunächst ließ sich feststellen, daß der Kontakt der Schnittfläche mit Wasser oder ihre Beleuchtung keine deutliche Beschleunigung der Keimung hervorruft: die Hälften einer in der Luft geschnittenen Knospe keimen nach paar Tagen 1) auf feuchtem Sande und Löschpapier mit bald nach oben, bald nach unten gekehrten Schnittflächen, 2) in Regenwasser bei mit Stanniol überdeckter Schnitt- oder entgegengesetzter Fläche.

Ebenso hat auch der Kontakt der Schnittoberfläche mit der Luft keine große Bedeutung, denn:

1) die Knospen enthalten in ihrem Innern eine gewisse Menge Luft,

2) die Knospen, die in Wasser mit sehr geringem Luftgehalt zerschnitten (die Luft wurde durch Kochen aus dem Wasser entfernt) und in diesem Wasser in einem zugepfropften Gefäß eingeschlossen waren, zeigten auch nach paar Tagen Keimfähigkeit.

Endlich spielt auch die Verringerung des mechanischen Druckes keine ausschlaggebende Rolle. Man kann nämlich eine Beschleunigung der Keimung auch durch solche Verwundungen hervorrufen, die keine Änderung des Druckes verursachen, und zwar durch Durchstechen der Knospe mit einer spitzen, ungefähr 0·5 mm starken Nadel. Wie die folgenden Tabellen (II—IV) zeigen, verursachte eine doppelte Durchstechung einer Knospe in der Richtung senkrecht zur Knospenachse, in einer Entfernung von etwa $^1/_3$ von den Knospenenden, immer eine Beschleunigung des Keimens. Knospen, die nur einmal ungefähr in der Mitte in derselben Richtung durchstochen wurden, keimten nicht immer; die Verwundung war scheinbar in diesem Falle nicht stark genug, um die Knospe aus dem Ruhestand bringen zu können. (S. Tabelle II—IV).

Wir sehen auch aus diesen Tabellen (II—IV), daß, wenn eine Knospe am Ende der Ruheperiode verwundet wurde, die Keimung viel schneller erfolgte, als am Beginn der Ruheperiode. Während die zweimal am 16. November durchstochenen Knospen nach 21 Tagen zu keimen anfingen, erwachten die am 15. März verwundeten Knospen schon nach fünf Tagen. (S. Tabelle II und IV).

Man kann also die Ruheperiode einer Knospe schon durch Verwundung allein verkürzen. Unsere späteren Untersuchungen sollen uns zeigen, ob es gleichgültig ist oder nicht, an welcher Stelle die Knospe verwundet wird und wie die Beschleunigung der Keimung durch Verwundung zu erklären ist.

III. Der Einfluß des Lichts auf die Keimung der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Patamogeton pusillus* L. und *Utricularia vulgaris* L.

a) Wie wir aus der I. Tabelle ersehen, zeigten manche in Hockenheim gefundenen Knospen schon im Oktober Keimungsfähigkeit. Mit herannahendem Frühling nahm auch die Anzahl der keimenden Knospen der beiden Gruppen zu. Es zeigte sich aber, daß man unter gewissen Bedingungen auch die keimfähigen Knospen durch

TABELLE II.

Die Keimung normaler, zweimal (in einer Entfernung von etwa $^1/_3$ von den Knospenenden) quer durchstochener oder längs halbierter, in Mutterstadt am 8/XI gesammelter und am 16/XI im ersten Gewächshaus untergebrachter Knospen.

Charakter der zu den Versuchen verwendeten Knospen	Der Tag der Unterbringung der Knospen in einem warmen Gewächshaus	Die Anzahl der Knospen oder im Falle des Durchschneidens die Anzahl der Teile	Es keimten bis zum 6. Tag	Es keimten bis zum 9. Tag	Es keimten bis zum 12. Tage	Es keimten bis zum 21. Tag	Es keimten bis zum 24. Tag	Es keimten bis zum 15/II	Es keimten bis zum 27/III
Normal (unverletzt)	16/XI	15	0	0	0	0	0	0	7
Quer zweimal mit der Nadel durchstochen	„	24	0	0	0	20	24		
Längshalbierte Knospen	„	12	2	12					

TABELLE III.

Die Keimung normaler und einmal oder zweimal quer durchstochener (wie in Tabelle II) in Mutterstadt am 8/XI gesammelter und am 18/XII im ersten Gewächshaus untergebrachter Knospen.

Charakter der zu den Versuchen verwendeten Knospen	Der Tag der Unterbringung der Knospen in einem warmen Gewächshaus	Die Anzahl der Knospen	Es keimten bis zum 6. Tag	Es keimten bis zum 12. Tag	Es keimten bis zum 18. Tag	Es keimten bis zum 24. Tag	Es keimten bis zum 30. Tag	Es keimten bis zum 4/II	Es keimten bis zum 15/III
Normal (unverletzt)	18/XII	15	0	0	1	1	2	2	2
Quer zweimal mit der Nadel durchstochen	„	25	2	8	14	16	25		
Einmal quer durchstochen	„	15	0	3	4	7	7	7	8

Aufbewahren in einem dunklen Raum zur Ruhe zwingen kann (s. Tabellen V—VII).

TABELLE IV.

Keimung unverletzter, ein- oder zweimal (wie in Tabelle II) durchstochener, in Mutterstadt 8/XI gesammelter und vom 30/XII—15/III im Licht im ersten Gewächshaus nicht gekeimter Knospen.

Charakter der zu den Versuchen verwendeten Knospen	Tag der Unterbringung der Knospen in einem warmen Gewächshaus	Anzahl der Knospen	Es keimten bis zum 5. Tag, bis 20/III	Es keimten bis zum 10. Tag, bis zum 25/III	Es keimten bis zum 20. Tag, bis zum 4/IV	Es keimten bis zum 25. Tag, bis zum 19/IV	Es keimten bis zum 45. Tag, bis zum 29/IV
Normale (unverletzte) Knospen, die vom 30/XII bis 15/III nicht gekeimt haben	15/III	15	0	0	2	4	4
Wie oben, jedoch nur einmal quer durchstochen	"	15	9	11	15		
Wie oben, aber zweimal durchstochen	"	15	15				

TABELLE V.

Die Keimung der in Mutterstadt am 8/XI gesammelten und im ersten Gewächshaus in Dunkeln und im Licht am 16/XI untergebrachten Knospen.

	Licht	Dunkel
Anzahl der am 16/XI im Gewächshaus untergebrachten Knospen	15	25
Es keimten bis zum 15/III	0	0
Es keimten bis zum 27/III	7	0

TABELLE VI.
Die Keimung der in Hockenheim am 28/X gesammelten und im ersten Gewächshaus im Dunkeln und im Licht vom 7—11/XII untergebrachten Knospen.

	Licht	Dunkel
Anzahl der am 7—11/XII im Gewächshaus untergebrachten Knospen	35	70
Es keimten nach zwei Wochen bis zum 25/XII	16	0
Es keimten bis zum 9/II	31	0
Es keimten bis zum 27/III	35	0
Es keimten bis zum 27/IV	35	0

Am 20. April wurden (s. Tabelle VI) 30 von den bis jetzt im Dunkeln gehaltenen Knospen dem Lichte ausgesetzt und 40 weiter im Dunkeln belassen. (S. Tabelle VIa).

TABELLE VIa.
Die Keimung der Knospen, die im ersten Gewächshaus vom 7—11/XII bis 20/IV im Dunkeln gehalten und dann zum Teil dem Lichte ausgesetzt und zum Teil im Dunkeln belassen wurden.

	Licht	Dunkel
Zahl der Knospen, welche am 20/IV zum Teil dem Lichte ausgesetzt und zum Teil im Dunkeln gelassen wurden	30	40
Es keimten bis zum 10. Tag	18	0
Es keimten bis zum 14. Tag	25	0
Es keimten bis zum 25. Tag	30	0

TABELLE VII.
Die Keimung der in Hockenheim am 28/X gesammelten und im zweiten Gewächshaus am 23/II im Dunkeln und Licht untergebrachten Knospen.

	Licht	Dunkel
Zahl der Knospen, welche am 23/II im zweiten Gewächshaus untergebracht wurden	10	25
Es keimten nach zwei Wochen	8	0
Es keimten bis zum 1/IV	10	0
Es keimten bis zum 24/IV	10	0

Am 24. April wurden 10 von den bis jetzt (s. Tabelle VII) im Dunkeln gehaltenen Knospen dem Lichte ausgesetzt und 15 weiter im Dunkeln gelassen. (S. Tabelle VIIa).

TABELLE VIIa.

	Licht	Dunkel
Zahl der Knospen, welche im ersten Gewächshaus vom 23/II—24/IV im Dunkeln gehalten und dann zum Teil dem Lichte ausgesetzt und zum Teil im Dunkeln gelassen worden	10	15
Es keimten bis zum 30/IV	6	0

Alle im Dunkeln nicht gekeimten Knospen (vgl. Tabelle V—VIIa) wurden weiter in Dunkelheit gelassen und keimten bis zum 20. Juni ausnahmlos nicht auf.

Somit gelangte keine einzige von den Knospen aus Mutterstadt, die vom 16. November an, und von den aus Hockenheim, die vom 7. Dezember an in einem warmen Gewächshaus im Dunkeln gehalten wurden, bis zum 20. Juni zur Entfaltung. Wir haben gesehen (s. Tabelle I), daß im Licht 56% der in Hockenheim gefundenen und in einem warmen Gewächshaus seit Mitte Dezember gehaltenen Knospen schon nach zwei Wochen keimten. Selbstverständlich hätte sich in derselben Zeit im Hellen auch eine gewisse Anzahl der Knospen entwickelt, die im Dunkeln aufbewahrt und beinahe gleichzeitig mit den oben erwähnten im warmen Gewächshaus untergebracht wurden. Man muß also annehmen, daß bei Lichtmangel eine etwa halbjährige Verspätung in der Entwicklung eintritt, wenigstens für eine gewisse Anzahl der Knospen. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß die Knospen im Dunkeln überhaupt nicht keimen, obgleich sie ihre Keimfähigkeit, wie die Tabelle VIa zeigt, nach ungefähr 5·5 Monaten nicht verloren haben.

b) Es ist uns nicht gelungen, die Knospen im Dunklen zur Keimung zu bringen durch äußere Einwirkungen, wie die Anwendung von hoher Temperatur (die Knospen wurden im Thermostaten 1, 3, 5 und 30 Tage lang in Wasser von 30—31° C. aufbewahrt; dann in dem ersten oder zweiten Gewächshaus gehalten), durch Zentrifugieren (3000 Umdrehungen pro Minute 100 und 200 Minuten lang), durch Wirkung des Alkohols (25% und 50% während 6 und 12 Stunden),

Kultivierung in verschiedenen Mineralnährlösungen, in Zucker, Diastase und endlich durch Kombinationen einiger dieser Faktoren [1]).

Durch Zerschneiden der Knospen in zwei, drei und auch mehrere Teile konnte man sie aber auch im Dunkeln zur Keimung bringen, wenn auch nicht immer und jedenfalls mit einer gewissen Verspätung; im Dunkeln keimten sie frühestens nach drei Wochen, während das Keimen im Hellen manchmal schon am dritten oder am vierten Tag erfolgte.

c) Die Entwicklung dieser Knospenteile im Dunkeln war aber von derjenigen im Hellen verschieden. Die äußeren Blätter, die sich im Hellen zuerst entwickelten (wie auch bei ganzen Knospen; s. Photographie Tafel L. Fig. 1), änderten sich nicht merklich im Dunkeln. Dagegen zeigte sich in einzelnen Fällen ein Wachstum des fünften Blattes, häufiger ein Wachstum noch jüngerer Blätter, etwa des 8. oder 9. Außerdem konnte im Dunkeln eine Entwicklung neuer Knospen stattfinden. (Siehe Tafel L, Fig. 2, 4 und 5)

Um festzustellen, ob es einen Unterschied im Verhalten der äußeren und der inneren Blätter der Knospe in Dunkelheit gibt haben wir bei verschiedenen Knospen verschiedene Blätter von dem ersten bis zum achten inkl. entblößt und gemessen. Die entblößten Blätter fingen immer im Hellen an zu wachsen, und zwar schon nach kurzer Zeit; die äußeren vom ersten bis vierten zeigten schon nach drei bis fünf Tagen einen beträchtlichen Zuwachs, die tieferen etwas später, nach etwa 10 bis 15 Tagen. Unter denselben Bedingungen zeigten die äußeren Blätter im Dunkeln nach 50 Tagen keinen deutlichen Zuwachs; die tieferen dagegen (vom 5. bis zum 8.) fingen oft schon nach 20 Tagen an zu wachsen.

d) Versuche mit Knospen, die eine gewisse Zeitlang im Hellen aufbewahrt und dann erst ins Dunkel gebracht wurden, zeigten auch, daß die in der Knospe tiefer gelegenen Blätter sich anders im Dunkeln verhalten als die äußeren. Es ist bekannt, daß man Samen einiger Pflanzen, wie das z. B. zuerst Raciborski (**15**) für Tabaksamen nachgewiesen hat, durch recht kurze Belichtung schon zum Keimen bringen kann. Wurden aber unsere Knospen

[1]) Lorenz behauptet in seiner Arbeit (**10**), daß er aus Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* etiolierte Pflanzen erhalten habe. Vielleicht herrschte nicht absolute Dunkelheit in seinem Versuche, sondern ein schwaches Licht, das zur Keimung genügte, anderseits den Charakter der etiolierten Pflanzen hervorrief.

nach 24 Stunden langer Belichtung (im zweiten Gewächshaus) ins Dunkle gebracht, so entwickelten sie sich nicht weiter, selbst wenn sie schon zu keimen begonnen hatten (mit einer Ausnahme, die wir später besprechen werden), so daß sie sogar nach 40 Tagen (auch im zweiten Gewächshaus) in demselben Entwicklungsstadium verblieben. Höchstens entwickelte sich noch ein folgendes Blatt, dessen Entwicklung aber, wie wir glauben, der vorherigen Wirkung des Lichtes zuzuschreiben ist, dem das noch damals unentwickelte Blatt ausgesetzt gewesen war [1]).

Alle diese Tatsachen beweisen, daß die ersten Stadien der Keimung die Möglichkeit, die Knospe von neuem zur Ruhe zu zwingen, nicht ausschließen. Anders verhielten sich aber diejenigen Knospen, die erst in späteren Entwicklungsstadien — nach Entstehung etwa des vierten bis fünften Blattes — ins Dunkle gebracht wurden; in diesen Fällen wuchsen sie weiter, so daß man nach etwa acht Tagen einen Zuwachs von zwei bis drei folgenden Blättern feststellen konnte. Man konnte in einem Falle eine weitere Entwicklung einer Knospe, die nach Entstehung des zweiten Blattes ins Dunkle gebracht wurde, nach einer längeren Zeit (40 Tage) bemerken; aber auch hier wuchs erst das fünfte Blatt, indem es hinter dem dritten und vierten, die keine merkliche Veränderung erfahren hatten, herauskamen. Lehrreich war auch das Verhalten einiger unter einer blauen Doppelglocke (mit Kupferoxydammoniak) gehaltenen Knospen; die äußeren Blätter, die nicht wuchsen, waren unter den Hüllblättern versteckt; es wuchsen dagegen die inneren vom fünften Blatte an, die sich unter den äußeren Blättern hervorzwängten.

Alle diese Tatsachen sprechen dafür, daß Lichtmangel in erster Linie die Entwicklung der äußeren Knospenblätter hemmt und daß wahrscheinlich hierdurch die Keimunfähigkeit der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* L. im Dunkeln bedingt wird.

4) Außer *Hydrocharis M. r.* L. wurde auch die Wirkung des Lichtes auf Turionen von *Myriophyllum verticillatum* L., *Utricularia vulgaris* L. und *Potamogeton pusillus* L. untersucht.

In meinen Versuchen keimten die Turionen von *Myriophyllum verticillatum* und von *Potamogeton pusillus* sowohl im Hellen wie auch im Dunkeln. Ebenso verhielten sich auch größtenteils die

[1]) Vgl. auf S. 1057 das Wachsen der isolierten Blätter nach vorgehender Beleuchtung.

Knospen von *Utricularia vulgaris*, von denen nur ein Teil des Materials sich anders verhielt: es waren kleine Knospen von 0·5—1 cm Durchmesser, am 20. Dezember in der Umgebung von Viernheim gesammelt, wo sie auf der Wasseroberfläche schwammen. Im Hellen keimten nach paar Tagen alle Knospen von diesem Material. Im Dunkeln dagegen keimten nach sieben Tagen von der Gesamtzahl von vierzig Knospen nur elf. Die übrigen gelangten in der Zeit vom 25. März bis zum 4. April nicht zur Entfaltung. An diesem letzten Tage wurden sie dem Lichte ausgesetzt und keimten schon nach paar Tagen.

Wir sehen also, daß nicht nur eine Verkürzung der Ruheperiode (durch Verletzung), sondern auch eine Verlängerung derselben (durch Halten im Dunkeln) möglich ist.

Die Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung beschäftigte, wie bekannt, schon recht viele Forscher. [Vgl. besonders Lehmann's Sammelreferat (8)]. Es zeigt sich, daß das Licht auch bei der Keimung der Knospen eine Rolle spielt. Es wären jedoch noch weitere Untersuchungen in dieser Richtung interessant.

Wir glauben bewiesen zu haben, daß die Keimunfähigkeit der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* im Dunkeln in erster Linie von der Hemmung der Entwicklung der äußeren Blätter abhängig ist. Man sollte auch untersuchen, wie sich verschiedene Elemente anderer Knospen gegen das Licht verhalten. Unsere nächste Aufgabe wird es sein, die Wirkung des Lichtes auf die Keimung der Knospen anderer Wasserpflanzen zu untersuchen.

Von anderen, im Laufe unserer Arbeit gewonnenen Resultaten geben wir folgende an.

IV. Die Entwicklung isolierter Blätter der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* L.

Isolierte Winterknospenblätter besitzen die Wachstumsfähigkeit: die Länge der Blätter kann sich manchmal um mehr als das Vierfache vergrößern. Blätter, die tief in der Knospe liegen, etwa vom sechsten Blatt an, besitzen im isolierten Zustand keine Entwicklungsfähigkeit. Teile des Blattes, namentlich die von dem Stiel isolierte Spreite, wie auch der Stiel ohne Spreite (in Verbindung mit Knospe oder isoliert) und sogar ungefähr 1 mm große Stücke des Stieles sind auch wachstumsfähig. In Dunkeln konnten wir

keinen merklichen Zuwachs, auch nicht nach fünf Tagen, wenigstens durch makroskopische Messungen feststellen, während im Hellen der Zuwachs der isolierten Blätter nach gleicher Zeit sehr groß war; er erreichte manchmal sogar 300%. Bei Blättern, die dem Lichte eine Stunde lang[1]) ausgesetzt waren, nachher in einen dunklen Raum gebracht wurden, konnte man einen Zuwachs feststellen[2]).

Auf die Bedeutung der Entwicklung isolierter Organe, die uns eine Möglichkeit geben, diese unabhängig von verschiedenen Einflüssen anderer Pflanzenteile zu beobachten, lenkte seine Aufmerksamkeit Klebs (7 a); er zeigte, daß isolierte Blütenstände von *Veronica anagallis* L. und Blätter von *Cardamine pratensis* Entwicklungsfähigkeit besitzen[3]).

Wie wir aber sehen, besitzen nicht nur isolierte ganze Organe, sondern auch ihre Teile die Fähigkeit zu wachsen. Wir wollen später die Frage näher untersuchen, bis zu welchem Grad der Zerteilung einzelne Blätterteile noch Wachstumsfähigkeit zeigen und welche Abweichungen in der Entwicklung dieser Teile von der Entwicklung der von der Mutterpflanze nicht abgetrennten Elemente zu bemerken sind.

V. Die Entwicklungsfähigkeit der Knospenteile von *Hydrocharis M. r.* L.

Wie oben erwähnt (s. S. 1048), stellte Klebs fest, daß beide Hälften einer halbierten Knospe die Keimfähigkeit besitzen. Indem wir eine längere Zeit beide Hälften, die Drittel und die Viertel einer längs durchschnittenen Knospe wie auch die unteren Teile und deren Hälften von quer zerschnittenen Knospen beobachteten, stellten wir fest, daß sie bei jedem Grad der Zerteilung nicht nur zu keimen anfingen, sondern auch die Fähigkeit zur weiteren Entwicklung besitzen, da sie neue Knospen und Wurzeln bilden.

[1]) Die Belichtung fand in einem Gewächshaus am westlichen Fenster bei der Temperatur von 27—30° C. zwischen 11—1 Uhr Mittags statt. Das Wetter war sonnig und nur kleine Wolken zogen oft vorüber.

[2]) Wir glauben, durch die Entwicklungsfähigkeit im Dunkeln der vorher belichteten Blätter die Tatsache erklären zu können, daß eine Knospe, die nach Beginn der Keimung verdunkelt wird, ein oder event. auch mehrere folgende Blätter entwickelt. Diese Blätter waren nämlich früher belichtet worden.

[3]) Vgl. auch Rhiem (16), Lindemuth (9), Voechting (18), Mathuse (12) und andere.

VI. Die Entstehung der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* L. in Gewächskulturen.

Bei Exemplaren von *Hydrocharis M. r.*, welche in einem warmen Gewächshaus gehalten wurden. konnten wir die Entstehung der Winterknospen im Laufe des ganzen Winters und vom Beginn des Frühlings bis zum April inklusive[1]), sowohl im Regenwasser wie auch in mineralischen Nährlösungen[2]) feststellen. Dieser Umstand beweist, daß die Entstehung der Winterknospen, ähnlich wie die Keimung, nicht durch innere Rhythmik der Pflanzen bedingt ist und daß eine niedrige Temperatur keine notwendige Bedingung für ihre Entstehung bildet.

Zusammenstellung der wichtigsten Resultate.

1) Die Ruheperiode der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* kann man durch Verwundung verkürzen, durch Verdunklung verlängern (mindestens um 6 Monate), eventuell vielleicht die Keimung der Knospen gänzlich verhindern, ohne daß dabei die Knospen ihre Keimfähigkeit verlieren.

2) Die äußeren und die inneren (ungefähr von dem 5. Blatt ab) Blätter der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* verhalten sich im Dunkeln verschieden: die inneren können im Dunkeln wachsen, während wir bei den äußeren keinen deutlichen Zuwachs konstatieren konnten.

3) Es können auch, besonders auf durch Zerschneiden erhaltenen Turionenteilen, im Dunkeln neue Knospen entstehen, welche sich auch ohne Licht entwicklungsfähig erweisen.

4) In den ersten Stadien der Keimung der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* kann man sie von neuem durch Verdunklung zur Ruhe zwingen.

5) Die Keimung der Winterknospen von *Utricularia vulgaris* L. ist auch von dem Lichte im gewissen Grade abhängig.

6) Die isolierten Blätter der Turionen von *Hydrocharis M. r.*

[1]) Im Freien habe ich schon in den ersten Apriltagen keimende Winterknospen beobachtet (in Hockenheim).

[2]) Goebel hat zuerst an *Myriophyllum* nachgewiesen, daß man die Entstehung der Winterknospen der Wasserpflanzen unabhängig von Jahreszeiten erhalten kann. Die Entstehung der Winterknospen von *Myriophyllum verticillatum* L. erklärt er durch Hunger. Vergleich auch V. Luetzelburg (11).

und Blätterteile (sogar 1 mm große) sind im Lichte wachstumsfähig: im Dunkeln sind isolierte Blätter bloß in dem Falle, wenn sie vorher belichtet wurden, wachstumsfähig.

7) Durch Längs- oder Querzerschneiden der Turionen von *Hydrocharis M. r.* erhaltene Teile sind nicht nur zur Keimung, sondern auch zur weiteren Entwicklung fähig.

8) Die Entstehung der Winterknospen von *Hydrocharis M. r.* kann man im warmen Gewächshaus erzielen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität Heidelberg ausgeführt. Ich erlaube mir hier, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Klebs, auf dessen Anregung ich diese Arbeit gemacht habe, für sein mir stets bewiesenes freundliches Interesse und seine Förderung, die er mir in reichem Maße zuteil werden ließ, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Auch dem Herrn Prof. Dr. Glück und Herrn Prof. Dr. Tischler, die mir bei meinen Untersuchungen mit großer Bereitwilligkeit entgegenkamen, fühle ich mich zu großem Dank verpflichtet.

Zitierte Literatur.

1) Bos. Wirkung galvanischer Ströme auf Pflanzen in Ruheperiode. (Biol. Zentralblatt, 1907, Bd. XXVII.

2) Glück H. a) Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, II. Bd., Jena 1906.
b) Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. (Verh. d. Naturhistor.-Med. Vereins Heidelberg, VII. Bd., II. Heft).

3) Goebel K. Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Teil, Marburg 1891, S. 360.

4) Howard W. Untersuchungen über Winterruheperiode der Pflanzen. Inaug.-Dissertation. Halle 1906.

5) Jesenko Fr. a) Einige neue Verfahren, die Ruheperiode der Holzgewächse abzukürzen. (Berichte d. Dtsch. bot. Gesellsch., 1911, 1912).
b) Über das Austreiben im Sommer entblätterter Bäume und Sträucher (Ebenda) 1912).

6) Johannsen W. Das Ätherverfahren beim Frühtreiben, 2. Aufl., Jena 1906.

7) Klebs G. a) Willkürliche Entwicklungsänderungen der Pflanzen. Jena 1903.
b) Probleme der Entwicklung. (Biol. Zentralbl., XXIV, 1904).
c) Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. (Sitzb. der Heidelb. Akademie der Wiss., 1911).
d) Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. (Biol. Zentralbl. 1912).

8) Lehmann. Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung. (Verhandl. d. II. Internationalkonferenz für Samenprüfung in Münster und Wageningen. Berlin 1911).

9) Lindemuth. Über Großwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung. (Ber. d. Dtsch. bot. Gesellsch., 1904).

10) Lorenz. Beiträge z. Kenntnis der Keimung d. Winterknospen v. *Hydr. M. r.*, *Utricularia vulgaris* und *Myriophyllum verticillatum*. Inaug.-Dissert. Kiel 1903.

11) Luetzelburg Ph. v. Beiträge zur Kenntnis d. *Utricularien*. (Flora 1910).

12) Mathuse Otto. Über abnormales sekundäres Wachsen von Laubblättern, insbesonders von Blattstecklingen dikotyler Pflanzen. (Beih. z. Bot. Zentrbl., XX, 1. Abt., 1906).

13) Molisch H. a) Über ein einfaches Verfahren, Pflanzen zu treiben. (Sitzungsber. Wiener Akad., 1908, 1909).
b) Über das Treiben d. Pflanzen mittels Radium. (Ebenda 1912).

14) Müller-Thurgau H. Beitr. zur Erklär. d. Ruheperiode d. Pflanzen. (Landw. Jahrb. 1885).

15) Raciborski M. Über die Keimung der Tabakssamen. (Extr. de l'Inst. Bot. de Buitenzorg, Nr. 6).

16) Rhiem E. Beobachtungen an isolierten Blättern. Inaug.-Dis., Halle 1904.

17) Rohrbach P. Beitr. z. Keimung einiger Hydrocharideen. (Abh. d. Naturf. Gesell. in Halle, XII. Bd., 1871).

18) Voechting. Organbildung im Pflanzenreich, 1878. Zitiert nach Rhiem.

19) Weber. Über die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch Verletzung der Knospen, bezw. Injektion derselben durch Wasser. (Sitzber. d. k. k. Akademie d. Wiss. Wien, 1911).

Erklärung der Tafel L.

Fig. 1—5. Keimung der Winterknospen von *Hydrocharis Morsus ranae* L.

Fig. 1. Keimung der normalen Knospe im Hellen.

Fig. 2. Keimung einer Knospenhälfte im Dunkeln. Die Blätter der Winterknospe wachsen nicht. Man sieht die Entwicklung der neuen Knospe.

Fig. 3. Keimung der Knospe unter einer blauen Glocke. Die äußeren Blätter wachsen nicht, es entwickeln sich die jüngeren Blätter vom 5. Blatt ab.

Fig. 4. Keimung eines Drittels der Knospe im Dunkeln. Man sieht unten die Entwicklung der neuen Knospe und oben das etwa 5. Blatt unverändert und die Entwicklung des etwa 7. Blattes.

Fig. 5. Keimung einer Knospenhälfte im Dunkeln. Die äußeren Blätter wachsen nicht. Man sieht den Anfang der Entwicklung der jüngeren Blätter von dem etwa 6. ab.



1 2 3 4 5

P. Wiśniewski.

Kiełkowanie palm. — Über die Keimung der Palmen.

Mémoire

de Mlle **HÉLÈNE ŻURAWSKA,**

présenté par M. M. Raciborski m. c. dans la séance du 1 Juillet 1912.

(Planches LI—LVI).

Einleitung.

Die Morphologie der Palmenkeimlinge, vor allem des Keimlings der am frühesten und am besten bekannten *Phoenix dactylifera,* erweckte von jeher das Interesse der Naturforscher. Schon Malpighi hat dieser Palme seine Aufmerksamkeit geschenkt. Goethe hat der keimenden Dattel mehrere schöne Zeichnungen gewidmet, und Martius befaßt sich in seinem großen Werke im Kapitel über die Keimung der Palmen mit einer recht bedeutenden Anzahl von Palmenarten.

Eine ganze Reihe späterer Autoren, wie Karsten, Sachs, Jessen, Ebeling, Klebs, Pfitzer, Firtsch, Warming, Maria Levin, Gehrke, Tschirch, Wittmack, in den letzten Jahren Velenovský und Gatin bringen viele Einzelheiten über die Morphologie und Anatomie der keimenden Palmen. Jedoch von den zahlreichen im Keimungsstadium untersuchten Arten wurde eingehend nur *Phoenix dactylifera* von Sachs und Firtsch genau beschrieben. Die Untersuchungen von Gehrke über einige andere Palmenarten lassen hinsichtich der Ausfürlichkeit manches zu wünschen übrig.

Es bleibt aber außerdem noch eine sehr große Anzahl von Palmenarten übrig, deren Keimung unbekannt ist. Die vorliegende Abhandlung befaßt sich mit morphologischen und anatomischen Studien über die Keimung mehrerer Palmenarten, welche Herr Prof. Dr. Raciborski während seines Aufenthaltes auf Java gesammelt und mir zwecks Bearbeitung zur Verfügung gestellt

hat. Für das Material sowie für Seine wertvollen Anleitungen will ich Ihm bei dieser Gelegenheit meinen tief empfundenen Dank aussprechen.

Spezieller Teil.

Folgende Arten wurden von mir untersucht:

Sabaleae:

Livistona Hoogendorpii Teijsm. et Binn.
„ *altissima* Zoll.
„ *rotundifolia* Mart.
Pritchardia Sonorae Wats.

Calameae:

Korthalsia Junghuniana Miq.
Daemonorops intermedius Mart.
„ *periacanthus* Miq.

Caryoteae:

Caryota mitis Lour.
Orania regalis Zipp.

Areceae:

Oreodoxa regia H. B. et K.
Calyptrocalyx spicatus Bl.
Oncosperma filamentosum Bl.
Kentia Canterburyana F. v. M.
Cyrtostachys Rendah Bl.
Ptychococcus paradoxus Becc.
Ptychosperma elegans Bl.
„ *Macarthurii* H. Wendl (= *Kentia Macarthurii*).
Dictyosperma album H. Wendl.
Pinanga Kuhlii Bl.
„ *ternatensis* Scheff.

Elaeideae:

Elaeis guineensis Jacq.

Attaleae:

Cocos nucifera L. *var. vivipara.*
„ *comosa* Mart.

Bactrideae:

Martinezia erosa Lind.

Livistona Hoogendorpii Teijsm. et Binn. Auf Java verbreitet, oft als Alleenbaum gezogen. — Im untersuchten Stadium besaß der Keimling (Fig. 24) ein Scheidenblatt und eine 8 bis 10 cm lange Primärwurzel; von dem Perikarp war nur ein dünnes Endokarp erhalten, die Endospermschicht war nur 0·5 bis 1 mm dick. Der kugelige Same, von nahezu 1·5 cm Durchmesser, besitzt ein hartes Endosperm, in welchem dem Embryo gegenüber sich eine große und dicke Samenhautwucherung befindet, die einen beträchtlichen Teil des Samenvolumens einnimmt (Fig. 34 *b*). Das Haustorium nimmt infolgedessen die Gestalt einer im unteren Teile unregelmäßig gelappten Kappe an (Fig. 34 *a*). Die Haustoriumepidermis besteht aus isodiametrischen, stärkefreien Zellen. Viel Stärke enthalten dagegen zwei bis drei Reihen subepidermaler Zellen, welche in Form und Größe den Epidermiszellen nahe stehen. Die Parenchymzellen sind in der Richtung der Haustoriallappen wie auch bei allen anderen Arten stark gestreckt; die Interzellularen sind groß. Raphidenzellen kommen zahlreich, besonders in den zugleich Stärke aufspeichernden Außenpartieen des Haustoriums vor, während die inneren Gewebeteile fast stärkefrei sind. Dasselbe wiederholt sich bei vielen anderen Palmenarten. Die Gefäßbündel, 30 bis 35 an der Zahl, verlaufen in der Nähe der Epidermis und sind nur selten in den inneren Partieen des Haustoriums zu finden. In den Haustoriallappen haben sie einen bogenförmigen Verlauf und sind gegen die eingesenkte Haustoriumspitze gerichtet, wo sie, wie bei allen anderen Arten, zusammentreten. Der 5 cm lange Kotyledonarstiel grenzt auf einer Länge von fast 1 mm an das Endosperm und berührt mit einem schmalen Streifen das Endokarp; dieser Teil, der sogenannte „Haustoriumhals", besitzt einen Durchmesser von 2 mm. Seine Epidermiszellen sind klein, etwas gestreckt, hie und da septiert, mit dünner Kutikula und mit verholzten Membranen versehen. Die inneren Partieen bestehen hier aus gestreckten Zellen (in der Längsrichtung des Haustoriumhalses) mit verdickten, Zellulose und Pektin aufweisenden Membranen (dies kommt auch bei den meisten anderen Arten vor). Zwischen den Parenchymzellen treten Sklerenchymzellen regellos zerstreut auf. Die Gefäßbündel, 10 bis 12 an der Zahl, bilden, wie auch bei anderen Arten, einen Ring. Sie verlaufen in der Nähe der Epidermis und sind durch eine besonders an der Außenseite stark entwickelte mechanische Scheide geschützt. Der außerhalb des Endokarps stehende Stielteil von 3 bis 3·5 mm Durch-

messer ist von einer kutikularisierten, 4 bis 5 mm breiten Spaltöffnungszone eingenommen. Die Spaltöffnungen sind zahlreich (zirka 200 auf 1 mm²), etwas erhaben, offen; sie treten einzeln oder in Gruppen zu 2 bis 3 auf (Fig. 60). Das Parenchymgewebe der Spaltöffnungszone enthält zahlreiche Raphidenzellen, welche fast ausschließlich auf die äußeren Parenchymschichten, zwischen Epidermis und Gefäßbündelring, beschränkt sind. Unterhalb der Spaltöffnungszone verschmälert sich der Kotyledonarstiel und trägt feine Furchen zur Schau; die tiefste Furche verläuft auf der Oberseite des Kotyledonarstiels. Die Epidermalzellen haben hier keine Kutikula und wachsen häufig in kurze Haare aus. Unter einer sehr dünnen Parenchymschicht liegt der mechanische Hohlzylinder. Das Parenchym ist von langen, unregelmäßigen Luftgängen durchbrochen. Die von einer Schutzscheide umgebenen Gefäßbündel sind im Querschnitt hufeisenförmig angeordnet. Die Kotyledonarscheide ist zirka 2 cm hoch und bildet eine 2 bis 3 mm hohe Ocrea. Im untersuchten Stadium waren die Außenschichten schon zerstört, nur hie und da konnte bemerkt werden, daß die Epidermalzellen manchmal in kurze Haargebilde ausgewachsen waren. In dem aus quergestreckten Zellen zusammengesetzten Parenchym kommen enge Luftgänge vor. Die Gefäßbündel finden ihre Fortsetzung im Kotyledonarstiel; zwei Gefäßbündelpaare verlaufen bogenförmig, die übrigen mehr oder weniger parallel und sind auf diese Weise über die Kotyledonarscheide verteilt. Das erste, 6 cm hohe und 1·5 mm dicke Scheidenblatt besitzt ein stärkereiches Parenchymgewebe; in der Mitte desselben verlaufen die von den C-förmigen Schutzscheiden umgebenen Gefäßbündel. Auf der Außenseite des Scheidenblattes kommen 2 Reihen kleiner Bastfaserstränge vor, welche auf der Innenseite nur schwach entwickelt sind. Die Durchbruchstelle der Coleorhiza durch die Wurzel ist während des untersuchten Keimungsstadium nicht mehr sichtbar. An der Basis der Kotyledonarscheide trägt die Primärwurzel 4 bis 7 kranzartig angeordnete Nebenwurzeln. Die Wurzelepidermis besteht aus verhältnismäßig kleinen Zellen, welche teils dünne Außenmembranen haben und oft in kurze Haare auswachsen, teils verdickte und verholzte Membranen besitzen (Fig. 59). Der mechanische Hohlzylinder liegt unter dem Hypoderma. Die Parenchymzellen sind gestreckt, die Interzellularen klein, dreieckig. Im Parenchymgewebe

erscheinen gestreckte, dünnwandige Raphidenzellen. Die Nebenwurzeln sind ganz ähnlich gebaut.

Livistona altissima Zoll. Diese Art ist im Habitus und Bau des Keimlings der vorigen sehr ähnlich, unterscheidet sich aber von ihr in folgenden Einzelheiten. Der Kotyledonarstiel besitzt in der Spaltöffnungszone eine kleinere Anzahl von Spaltöffnungen, etwa 60 auf 1 mm². Unterhalb dieser Partie treten 5 derbe Furchen auf, deren tiefste, auf der Oberseite des Kotyledonarstiels verlaufende, von fast parallelen Wänden begrenzt ist (Fig. 37). Die Epidermis des Kotyledonarstiels bildet keinerlei Haargebilde aus und ist aus kleinen Zellen zusammengesetzt, deren Außenmembranen wellig konturiert erscheinen (Fig. 66. *Ep*). Die Gefäßbündel treten in der Zahl von 8 auf; 5 davon sind (am Querschnitt) hufeisenförmig angeordnet, die übrigen gehen durch die Mitte hindurch; ihre Schutzscheiden sind gleichmäßig dick. Das erste Scheidenblatt ist dünn und speichert im Parenchym keine Stärke auf. In den inneren parenchymatischen Schichten der Primärwurzel treten zerstreut gestreckte Sklerenchymzellen auf.

Livistona rotundifolia Mart. Als Nutzpflanze auf Java und Celebes geschätzt. — Das untersuchte Exemplar (Fig. 16) hatte den Keimungsprozeß schon durchgemacht, die für diesen Prozeß charakteristischen Organe aber (mit Ausnahme des Haustoriums) waren erhalten. Die Gestalt des Samens ganz wie bei *L. Hoogendorpii*. Der Kotyledonarstiel 5 bis 7 cm lang; der Haustoriumhals 1·5 mm lang, 3 mm im Durchmesser; er weist eine verholzte, häufig verdickte Epidermis und ein ähnlich beschaffenes Hypoderma (Fig. 61. *Ep* u. *Hp.*), darunter eine breite sklerenchymatische Schicht auf (Fig. 61. *Sk*), welche hie und da Parenchymzellen enthält. In den inneren Schichten treten außer parenchymatischen Zellen solche mit verdickten, leicht gewellten, kutinisierten Membranen auf. Die Sklerenchymschicht geht auf der Höhe des Endokarps auf die inneren Haustoriumhalsteile über. Die Spaltöffnungszone ist 5 bis 7 mm breit. Die Spaltöffnungen sind nicht so zahlreich wie bei *L. Hoogendorpii*. Die übrige Epidermis des Kotyledonarstiels bildet nur selten Haare aus. Die Gefäßbündel bilden zwei Ringe, einen äußeren aus 10, und einen inneren aus 5 Gefäßbündeln zusammengesetzten. In anderen anatomischen Einzelheiten verhält sich der Kotyledonarstiel wie bei

L. Hoogendorpii. Dasselbe gilt auch für die Kotyledonarscheide, welche 12 mm lang ist und eine 2 mm hohe Ocrea bildet. Das erste Scheidenblatt ist 5 cm hoch und dem bei *L. altissima* ähnlich. Die Primärwurzel besitzt keine kranzartig angeordneten Nebenwurzeln an der Basis der Kotyledonarscheide. Der anatomische Bau der Primärwurzel ist ganz ähnlich wie bei *L. Hoogendorpii,* die Epidermis war aber an dem untersuchten Exemplar schon zerstört.

Pritchardia Sonorae Wats. Das untersuchte Exemplar besaß nach bereits zurückgelegtem Keimungsprozeß, 3 Laubblätter, eine 18 cm lange Primärwurzel und eine 40 cm lange Adventivwurzel. Das Haustorium war schon abgestorben, dagegen der Kotyledonarstiel und die Kotyledonarscheide erhalten. Der 3 mm lange Kotyledonarstiel besitzt spärliche, erhabene Spaltöffnungen und 4 bis 5 Gefäßbündel. Die 9 bis 10 cm lange Kotyledonarscheide (Fig. 26. *Cs*) bildet eine 5 mm hohe Ocrea; sie ist schmächtig und besitzt nur 2 Gefäßbündel (Fig. 26. *Gfb*), welche aus dem Hypokotyl heraustretend, im Bogen gegen den Kotyledonarstiel verlaufen. Das erste Blatt ist scheidenartig, die folgenden entwickeln eine Spreite. Die Wurzeln haben einen ganz ähnlichen anatomischen Bau wie die von *Livistona Hoogendorpii,* besitzen aber ziemlich viele Wurzelhaare.

Korthalsia Junghuniana Miq. Im untersuchten Stadium besaß der Keimling (Fig. 31) ein 3 cm langes Scheidenblatt, eine 2 bis 6 cm lange Primärwurzel und eine 3 bis 26 mm lange Adventivwurzel. Das Perikarp war fast unversehrt. Der 1 cm im Durchmesser messende Same besitzt ein hartes, durch zahlreiche, feine Samenhautfalten ruminiertes Endosperm und eine dicke Samenhautanschwellung dem Embryo gegenüber. Infolgedessen wächst das Haustorium in zahlreiche, feine Verzweigungen aus. Die Haustorialepidermis besteht aus kleinen, isodiametrischen oder etwas gestreckten Zellen (Fig. 64) mit kleinen Stärkekörnern und Fetttropfen. Die subepidermale Schicht ist von gleicher Beschaffenheit. Die etwas gestreckten Parenchymzellen enthalten in diesem Stadium wenig Stärke und Fett; die Interzellularen sind klein, die Raphidenzellen spärlich. 20 bis 30 Gefäßbündel verlaufen in der Nähe der Epidermis, wie bei der Mehrzahl der untersuchten Arten; sie

sind in der unteren Haustoriumpartie, wie gewöhnlich (Fig. 53. *Fa*), von einer Schutzscheide umgeben. Der 0·5 mm lange, 2 mm breite Haustoriumhals liegt dem Endosperm und Endokarp an. Seine mit einer sehr feinen Kutikula versehene Epidermis ist aus kleinen, wenig verdickten, hie und da verholzten Zellen zusammengesetzt. Die 18 bis 20 Gefäßbündel mit schwach entwickelten Schutzscheiden bilden in der Nähe der Epidermis einen Ring. Außerhalb des Endokarps treten sie zu einigen wenigen Gefäßbündeln zusammen, indem sie in einen knollig angeschwollenen Kotyledonarteil hereintreten. Die Kotyledonarscheide ist im Verhältnis zum ganzen Keimling sehr stark entwickelt und bildet eine 10 bis 12 mm hohe, 1 bis 2 mm dicke Ocrea mit schnabelförmiger Mündung. Die Kotyledonarscheide strotzt infolge starker Zerklüftung an der Außenseite von wucherungsartigen Gebilden. Die Zellwände sind hier kutinisiert oder verholzt, die Zellen gewöhnlich gerbstoffreich. Die Parenchymzellen der übrigen Kotyledonarscheide sind quer gestreckt. Zwei von Schutzscheiden umgebene Gefäßbündel sind in der Kotyledonarscheide verzweigt und treten in den Kotyledonarstiel über. Außerdem kommen hier Bastfaserstränge vor. Das erste Scheidenblatt war im vorliegenden Stadium 3 cm hoch. Es weist eine Reihe Gefäßbündel auf, welche beiderseits von hufeisenförmigen Schutzscheiden umgeben sind. Seine Außenseite ist außerdem durch in zwei Reihen verlaufende Bastfaserstränge gefestigt. In der Knospenlage sind alle Blätter dicht mit Haaren besetzt, welche ein pseudoparenchymatisches Gewebe bilden. Die Wurzeln wachsen anfangs durch ein weiches, saftiges, dickes Mesokarp hindurch und kommen in den Boden herein, erst nachdem sie eine gewisse Länge (bis 2 mm) erreicht haben. Die 4 mm lange, 3 mm breite Coleorhiza ist schief nach unten, manchmal sogar nach oben gerichtet und enthält sehr zahlreiche Raphidenzellen. Aus ihr kommt die Primärwurzel hervor; sie wird von 2 gegenständigen Nebenwurzeln gleichfalls durchbrochen. Die papillöse Epidermis der Primärwurzel besteht aus großen Zellen mit verdickten und verholzten Membranen. Das Parenchym enthält zahlreiche dünnwandige, lange Raphidenzellen. Der mechanische Hohlzylinder ist schwach entwickelt. Die Adventivwurzel ist viel stärker und dicker als die Primärwurzel und weist eine stark verdickte und verholzte Epidermis, ein mit Gerbstoffen erfülltes Hypoderma und einen breiten Hohlzylinder auf.

Daemonorops intermedius Griff. Eine Rotangpalme der Malakka-Halbinsel. — Die steife, kleine Keimpflanze war im untersuchten Stadium zwei Monate alt und besaß das erste Scheidenblatt, eine 3 bis 5 cm lange Primärwurzel und zwei bis drei Adventivwurzeln. Auf das Haustorium entfällt in diesem Stadium beinahe $^1/_3$ des Volumens des stark ruminierten Endosperms. Das Haustorium ist ähnlich gebaut wie bei der vorigen Art, enthält aber gar keine Raphidenzellen; zahlreiche Luftgänge treten in der inneren Partie auf; Gefäßbündel etwa 30 an der Zahl. Der sehr kurze Haustoriumhals stimmt im Bau mit dem von *Korthalsia Junghuniana* überein. Die dünne und steife Kotyledonarscheide bildet eine 8 mm hohe Ocrea; ihr Parenchym ist schwach entwickelt und enthält keine Luftgänge. Vier von Schutzscheiden umgebene Gefäßbündel verlaufen bogenförmig nach dem Kotyledonarstiel. Die Steifheit der Kotyledonarscheide ist durch eine große Anzahl Bastbündelstränge bedingt, welche auf $^3/_4$ Scheidenlänge parallel verlaufen. Das erste Scheidenblatt wie bei *Korthalsia Junghuniana;* die Schutzscheiden der Gefäßbündel sind im Querschnitt C-förmig. Die Primärwurzel durchbricht die ausgiebige Coleorhiza. Die Wurzelepidermis ist stark verdickt, mit dachförmigen Außenwänden und verholzt (Fig. 65). Der gut entwickelte mechanische Hohlzylinder nimmt eine breitere Zone als das Parenchym ein.

Daemonorops periacanthus Miq. Das erste Scheidenblatt der zweimonatlichen Keimpflanze tritt mit seiner Spitze kaum aus der Kotyledonarscheide hervor. Die Hauptwurzel 0·5—2 cm lang. Das Haustorium wie bei *D. intermedius.* Die Epidermis des sehr kurzen Haustoriumhalses hat verdickte Außenwände, welche keine Ligninreaktion ergeben. Der aus 10 bis 12 Gefäßbündeln zusammengesetzte Ring liegt auf der halben Radiuslänge des Haustoriumhalses. Die dickliche Kotyledonarscheide bildet eine 1 cm hohe Ocrea. Sie enthält drei Gefäßbündelpaare und einige Bastfaserstränge. Die gut entwickelte Coleorhiza weist kleine, erhabene Spaltöffnungen auf, ungefähr 30—40 auf 1 mm². Der anatomische Bau der Primärwurzel ist ein ähnlicher wie bei *D intermedius,* hier wurde aber ein früheres Stadium untersucht.

Caryota mitis Lour. Im untersuchten Stadium (Fig. 15) besaß

die Keimpflanze das erste Scheidenblatt und die 12 cm lange Primärwurzel. Haustorium infolge der Endospermrumination reichlich verzweigt. Epidermiszellen stärkefrei, mit erhabenen Außenwänden; Parenchymzellen gestreckt, stärkearm; Interzellularen klein, Raphidenzellen spärlich. Gefäßbündel 20 bis 25. Der Kotyledonarstiel ist 0·5 bis 1 cm lang. Der 1 mm lange Haustoriumhals ist wie bei *Daemonorops periacanthus* beschaffen. Gleich außerhalb des Endokarps wird die knopfförmige, 1 mm dicke, 3 mm breite Coleorhiza (?) sichtbar, welche zahlreiche Raphidenzellen enthält. Der mit einer großzelligen, papillösen Epidermis bedeckte Kotyledonarstiel tritt aus dem Coleorhizainnern nach außen; auf die Epidermis folgen das verholzte Hypoderma und der mechanische Hohlzylinder. Das Parenchym enthält zahlreiche, lange, dünnwandige Raphidenzellen; nach unten zu erscheinen in demselben lange Luftgänge. Acht Gefäßbündel bilden einen Ring. Mitten durch den Kotyledonarstiel, aber der Oberseite etwas genähert, verläuft ein röhrenförmiger, mit kutikularisierter Epidermis ausgekleideter Kanal, welcher sich nach unten erweitert und in die Kotyledonarscheidenhöhle übergeht. Die Mündung der Kotyledonarscheide wird durch die Tätigkeit eines einer Trennungsschicht ähnlichen Gewebes gebildet. Die Kotyledonarscheide ist ebenso wie der Kotyledonarstiel gebaut. Das erste, 4 bis 6 cm lange Scheidenblatt ist wie bei *Korthalsia Junghuniana* gestaltet und besitzt im Parenchym zahlreiche, dünnwandige, gestreckte Raphidenzellen. Die Primärwurzel hat 3 bis 4 kranzartig angeordnete Nebenwurzeln an der Basis der Kotyledonarscheide, außerdem kommen auf ihrer ganzen Länge zahlreiche Nebenwurzeln vor; der Wurzelbau ähnlich wie bei *Korthalsia Junghuniana.*

Orania regalis Zipp. Stattlicher Baum, wild nur in Lobo an der Triton-Bai in Neu-Guinea vorkommend, erweckt Interesse schon im Keimungsstadium infolge seiner Formenschönheit und Größenverhältnisse. — Es standen mir einige Keimlinge in vier Keimungsstadien zur Verfügung (Vgl. Fig. 11—14). Aus diesen war zu entnehmen, daß zuerst der aus dem Samen heraustretende Kotyledonarteil eine bestimmte Länge von 10 bis 12 cm erreicht (Fig. 11), die Kotyledonarscheide hierauf eine beträchtliche Verdickung erfährt (Fig. 12) und endlich der Kotyledonarstiel samt Haustorium (und der schon ausgesogenen Frucht) abgeworfen wird (Fig. 13 u 14).

Das Haustorium ist kugelig, ihre Oberfläche gefaltet, die Epidermiszellen sind isodiametrisch, die Parenchymzellen im untersuchten Stadium arm an Stärke, die Gefäßbündel zahlreich. Der Haustoriumhals ist 1 cm lang; an der Berührungsstelle mit Endokarp sind die Oberflächenzellen verdickt und verholzt. Außerhalb der Frucht ist der Kotyledonarstiel 2 bis 4 cm lang, zirka 8 mm breit; seine Oberseite ist von einer tiefen, bis zur Basis der Kotyledonarscheide reichenden Furche durchzogen. Dicht hinter dem Endokarp wird der Kotyledonarstiel breiter und bildet eine 8 bis 10 mm breite Spaltöffnungszone. Die Spaltöffnungen, zirka 40 auf 1 mm^2, sind deutlich erhaben (Fig. 44), weit offen (Fig. 42), häufig verstopft und kommen einzeln oder in Gruppen vor. Unterhalb der Spaltöffnungszone besteht die Epidermis aus großen Zellen, mit eingesunkenen Außenwänden und zerstreuten, kurzen, stumpfen Haaren. Das Parenchymgewebe ist gedrängt, ohne Luftgänge. Die 24 bis 26 stark entwickelten Gefäßbündel formen im Querschnitt einen Ring. Die Kotyledonarscheide ist offen, ungefähr doppelt so lang wie der Kotyledonarstiel und gegen das Ende des Keimungsprozesses 1 cm dick. Eine sehr tiefe Furche bildet die Mündung der Kotyledonarscheide, ihre Wände sind bis 1 cm hoch und ihr Boden kaum 1 mm dick. Die Wände der Furche schließen anfangs einen spitzen Winkel ein, welcher später vor der Öffnung der Kotyledonarscheide in einen rechten Winkel übergeht. Die zum Teil zerstörte Epidermis der Kotyledonarscheide ist großzellig; kutikularisiert ist nur die Epidermis der Kotyledonarfurche, welche spärliche Spaltöffnungen (etwa 30 auf 1 cm^2) besitzt und an der Grenze zwischen Kotyledonarscheide und -Stiel zahlreiche Hügel aufweist, die in kleiner Zahl auf der Spaltöffnungszone und in der unteren Partie der Furche vorkommen. Diese Hügel sind von unregelmäßiger Gestalt und dabei von ungleicher, immer aber recht beträchtlicher Höhe und stehen auf der Furchenoberfläche fast senkrecht. Es sind in subepidermalen Schichten entstandene Emergenzen. Ihre Gipfel sind flach. Die Wände der sie zusammensetzenden Zellen sind verholzt, mit zahlreichen Poren versehen, welche auch an den Oberflächenzellen vorkommen. Am Gipfel sind die Zellen um den etwas eingesenkten Mittelpunkt sternartig angeordnet. Die Zellen sind gewöhnlich septiert. Auf diese Gebilde folgt gewöhnliches Parenchymgewebe. Wegen der unregelmäßigen Form und der septierten Zellen sollte man diese

Gebilde als eine pathologische Erscheinung betrachten, doch können sie wegen der großen Anzahl Poren, welche man auch an den Oberflächenzellen findet, als Exkretionsorgane aufgefaßt werden. Das Hypoderm der Kotyledonarscheide ist häufig verholzt. Auf dieselbe folgt eine 4 bis 6 Zellen hohe Gewebeschicht, welche aus isodiametrischen Zellen mit verdickten, gewellten, sich mit Jod gelb färbenden Wänden besteht (Fig. 41. *Sch*). Interzellularen kommen hier nicht vor. Der übrige Teil der Kotyledonarscheide wird von einem mit großkörniger Stärke erfüllten Parenchym eingenommen. Drei Gefäßbündelreihen, aus je 60—70 Gefäßbündeln bestehend, verlaufen im Parenchym. Die äußere, starke Schutzscheiden besitzende Gefäßbündelreihe geht in den Kotyledonarstiel über, die beiden anderen sind ihre Abzweigungen und haben rudimentäre Schutzscheiden. Nachdem der Kotyledonarstiel abgeworfen worden ist, bemerkt man an der Abreißungsstelle eine glatte Fläche (Fig. 13 u. 14. *Gr.*), aus der noch Reste der Gefäßbündel des Kotyledonarstiels herausragen (Fig. 13 u. 14 *Gfb*). Die glatte Fläche besteht aus verholztem Kork (Fig. 40). Das erste 6—9 cm hohe, stumpfe Scheidenblatt ist in der Knospenlage mit sonderbaren, vielzelligen Haaren bedeckt (Fig. 33). Seine Dicke ist infolge des stark entwickelten, stärkereichen Parenchyms beträchtlich und erreicht $^1/_2$ cm. An der Außen- und Innenseite des Blattes verläuft je eine Bastbündelreihe (die äußere ist stärker); außerdem kommen zwei Gefäßbündelreihen mit starken Schutzscheiden vor. Das zweite Scheidenblatt ist schlank, 20—30 cm hoch; es ist nicht so dick wie das erste und enthält in der unteren Partie Stärke. Gefäßbündelsystem wie im ersten Blatte. Die Kotyledonarscheide geht in die Primärwurzel über; an ihrer Basis entspringt ein Kranz von 4—5 Nebenwurzeln. Die gut entwickelte Primärwurzel hat im späteren Stadium eine quergefaltete Oberfläche. Die großzellige Epidermis der Primärwurzel (Fig. 43. *Ep*) bildet keine Haare aus und fällt schnell der Zerstörung anheim. Auf die Epidermis folgt ein sklerenchymatisches Hypoderma (Fip. 43. *Hp*), darauf ein 3—4 Zellen hohes Gewebe, ohne Interzellularen, welches aus Zellen mit dünnen, welligen Wänden besteht (Fig. 43. *Zs*), weiter folgt ein gut entwickelter, mechanischer Hohlzylinder. Im Parenchym treten zahlreiche, radiär orientierte Luftgänge auf.

Oreodoxa regia H. B. et K. Eine Zier- und Nutzpflanze Ame-

rikas. — Der schlanke und zarte Keimling wurde im Endstadium des Keimungsprozesses untersucht (Fig. 3). Er besaß das erste Laubblatt und eine 10—12 cm lange Primärwurzel. Das harte, gleichförmige Endosperm war durch eine 1 mm dicke Schicht repräsentiert. Das Haustorium hat eine stark gefaltete Oberfläche, die Epidermiszellen sind wie bei *Caryota mitis* (Fig. 67). Das Sternparenchym des Haustoriums speichert nur im unteren Teile eine größere Menge Stärke auf, was auch für viele andere untersuchte Arten bezeichnend ist. Gefäßbündel 6—10. Der zirka 2 mm lange Haustoriumhals grenzt an das Endosperm und Endokarp; seine epi- und hypodermalen Zellen sind häufig septiert, mit verdickten und verholzten Membranen versehen. Vier bis fünf von schwach entwickelten Schutzscheiden umgebene Gefäßbündel bilden einen Ring. Der Kotyledon bildet an der Grenze von Stiel und Scheide eine knollenförmige Anschwellung mit spärlichen Spaltöffnungen. Die Kotyledonarscheide bildet eine dünne, 5—10 mm hohe Ocrea, welche mit einer Kutikula versehen ist: 2 Gefäßbündel verlaufen in einem aus quer gestreckten Zellen zusammengesetzten Parenchymgewebe, wie bei *Pritchardia Sonorae*. Ihre Schutzscheiden sind schwach entwickelt. Zwei Scheidenblätter, das eine 3 cm, das andere 7 cm lang, sind dünn und steif. Die Durchbruchstelle der Coleorhiza durch die Primärwurzel, an der zahlreiche Nebenwurzeln entspringen, ist während des untersuchten Keimungsstadiums nicht sichtbar, was bei dieser Art schon Gehrke beobachtet hat. Die Wurzelepidermis besteht aus verhältnismäßig kleinen Zellen, welche häufig, besonders in der oberen Wurzelpartie, in Haare ausgewachsen sind. Der mechanische Hohlzylinder nimmt einen eben so breiten Raum wie das Parenchymgewebe ein; in demselben kommen dünnwandige Raphidenzellen und radiär orientierte Luftgänge vor.

Calyptrocalyx spicatus Bl. Der untersuchte Keimling war im Endstadium des Keimungsprozesses (Fig. 6). Er besaß das erste Laubblatt, eine 7 bis 10 cm lange Primärwurzel und zwei bis drei Adventivwurzeln. Das Haustorium wächst in ein stark nadelförmig ruminiertes Endosperm herein. Die Epidermis ist aus isodiametrischen, kleine Stärkekörner enthaltenden Zellen zusammengesetzt. Die Parenchymzellen sind nur in den Endverzweigungen des Haustoriums gestreckt, nicht sehr groß, die Interzellularen klein.

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.
DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

TABLE DES MATIÈRES.

Juillet 1912.

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (*A*) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (*B*) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série *A* ... 8 K; Série *B* ... 10 K.

Les livraisons du »*Bulletin International*« se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie »Spółka Wydawnicza Polska« Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 13 K 90 h.

N° 8 *B*. OCTOBRE 1912

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER
DER
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE
REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1912

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR

S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR: *Vacat.*

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,

b) Classe d'Histoire et de Philosophie,

c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Académie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński**,
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

20 listopada 1912.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1912. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

Im untersuchten Stadium war das Haustorium mit großkörniger Stärke vollgepfropft. In den Außenschichten des Haustoriums kommen viele Raphidenzellen vor. Zahlreiche, reich verzweigte Gefäßbündel durchqueren das Haustorium in allen Richtungen. Der 3 mm lange Haustoriumhals besitzt Epidermiszellen mit verdickten, pektinhaltigen und fein kutikularisierten Außenwänden. Die Gefäßbündel bilden an der Haustoriumseite zwei Ringe; ein Gefäßbündel geht durch die Mitte hindurch; nach außen zu treten die Gefäßbündel zu einem Ring, der 6—8 Gefäßbündel zählt, zusammen; das eine, oben erwähnte Gefäßbündel geht weiter durch die Mitte hindurch. Die in dem untersuchten Stadium nicht ganz unversehrte Kotyledonarscheide ist 1 cm hoch und bildet eine 5 mm hohe Ocrea mit schnabelförmiger Mündung. Das aus quer gestreckten Zellen zusammengesetzte Parenchym enthält spärliche Raphidenzellen und Luftgänge. In der Kotyledonarscheide verlaufen 10 bis 12 Gefäßbündel und einige Bastfaserstränge. Drei Scheidenblätter, 1·5, 3·5 und 6·5 cm lang, sind derb und steif, von ähnlichem Bau wie bei *Daemonorops intermedius,* enthalten außerdem Raphidenzellen. Die Wurzelepidermis ist großzellig, papillös, mit häufig verdickten und verholzten Membranen; auf dieselbe folgt ein häufig verholztes Hypoderma. Im Parenchym kommen zahlreiche, radiär orientierte Luftgänge und lange, großlumige Raphidenzellen vor, deren stark verdickte Wände auf Zellulose reagieren.

Oncosperma filamentosum Bl. Nutzpflanze der Sunda-Inseln, wo sie auf stark bewässerten Standorten gedeiht; gehört zu den Stachelpalmen. — Der im Endstadium des Keimungsprozesses untersuchte Keimling (Fig. 1) besaß das erste Laubblatt, eine zirka 10 cm lange Primärwurzel und zwei bis drei Adventivwurzeln. Das infolge von Endospermrumination verzweigte Haustorium weist isodiametrische oder leicht abgeflachte, mit etwas konvexen Außenwänden versehene und mit kleinkörniger Stärke erfüllte Epidermiszellen auf (Fig. 55). Die Parenchymzellen sind gestreckt, die Interzellularen klein. In der Mitte des Haustoriums befinden sich unregelmäßige Luftgänge. Gefäßbündel treten in der Zahl von 10 auf. Der sehr kurze (kaum 1 mm lange) Haustoriumhals grenzt an die Samenhaut und an das Endokarp. An dieser Stelle wird eine ungewöhnlich dicke Kutikula (Fig. 56. *Cu*) ausgebildet, welche beiderseits mit dünnen, glänzenden Grenzflächen versehen

ist, die eine harte, den Anschein von Porosität hervorrufende Masse einschließen. Die Epidermis (Fig. 56. *Ep*) des Haustoriumhalses weist verdickte Außenwände auf; sechs Gefäßbündel. Die Kotyledonarscheide bildet eine 3 mm hohe Ocrea mit schnabelförmiger Mündung. Das Parenchym der Kotyledonarscheide enthält an der Grenze des Haustoriumhalses zerstreute sklerenchymatische Zellen; zwei Gefäßbündel verzweigen sich und steigen bogenförmig in den Haustoriumhals hinunter. Zwei Scheidenblätter, 2 und 5 cm lang, zeigen denselben typischen Bau, wie er für die meisten Arten beschrieben wurde. Der anatomische Bau der Wurzel ähnlich wie bei *Calyptrocalyx spicatus*; es kommen noch im Wurzelparenchym Bastbündelchen vor. Die Raphidenzellen der Primärwurzel sind dünnwandig.

Kentia Canterburyana F. v. Müll. Die Keimpflanze (Fig. 10) besaß im untersuchten Stadium das erste Laubblatt, welches groß und verhältnismäßig gut entwickelt war, und einige Wurzeln. In diesem Stadium nimmt das Haustorium $^3/_4$ des harten, gleichförmigen Endosperms ein. Seine Oberfläche bildet dichte, bis 1 mm tiefe Falten. Die Epidermiszellen sind isodiametrisch, stärkefrei. Die Wände des von großen Interzellularen durchbrochenen Sternparenchyms geben die Amyloid-Reaktion; 20 bis 25 Gefäßbündel. Der zirka 1 mm lange, 3 mm breite Haustoriumhals grenzt an die Samenhaut und das Endokarp. Die Kutikula ist hier dünn, die stark verdickten Außenwände der Epidermiszellen reagieren auf Zellulose. Das Hypoderma ist stellenweise verholzt. Die Zellen des Innern weisen verdickte, mit Poren versehene Membranen auf, welche in den äußeren Schichten die Zellulose-Reaktion, in den inneren Schichten und um die Gefäßbündel herum die Lignin-Reaktion ergeben. 10 Gefäßbündel sind von sehr festen Scheiden geschützt. Die zum größten Teil zerstörte Kotyledonarscheide bildet eine zirka 5 mm hohe Ocrea. 2 Scheidenblätter kommen vor; das erste, 3 cm lange, ist stumpf, das zweite, 9 cm lange, ist spitz. Mehrere Adventivwurzeln treten auf, welche die dicke (2—3 mm) Basis der Kotyledonarscheide durchbrechen. Im oberen Teile der Primärwurzeln werden zahlreiche Nebenwurzeln partiell in Pneumathoden umgewandelt. Die Wurzelepidermis ist großzellig und papillös. Die Epidermis wird ungefähr zur Hälfte zerstört; der Rest bildet unregelmäßige Zellengruppen. Die Außen- und

Seitenwände der Zellen bilden hier unregelmäßige, gegen das Lumen gerichtete Wucherungen und unterliegen später einer Verdickung, wobei sie deutliche Schichtung zur Schau tragen (Fig. 58. *Ep).* Diese Verdickungen und Wucherungen ergeben eine deutliche Lignin-Reaktion. Die Epidermiszellen der jungen Wurzelteile wachsen manchmal in kurze, stumpfe Haare aus. Das Hypoderma (Fig. 58. *Hp*) ist dünnwandig und verholzt. Im Parenchym treten Raphidenzellen in Bündeln, seltener vereinzelt auf; sie sind gestreckt, großlumig, enthalten zerstreute Raphiden, ihre verdickten Wände reagieren auf Zellulose.

Cyrtostachys Rendah Bl. Eine hervorragend schöne Palme, mit lebhaft roten Blattstielen und Scheiden, bildet Dickichte an feuchten Stellen der Insel Sumatra und des Malayischen Archipels. — Der kleine Keimling besaß im untersuchten Stadium 1 Scheidenblatt und eine 0·5 cm lange Primärwurzel. Das Haustorium war in diesem Stadium 2 mm lang, mit glatter Oberfläche und einer wie bei *Oncosperma filamentosum* ausgestalteten Epidermis. Die Parenchymzellen sind gestreckt; zwischen ihnen kommen Raphidenzellen vor. Die Interzellularen sind groß. Gefäßbündel in der Zahl von 9. Der Haustoriumhals ist kaum 0·5 mm lang. Die Wände der fein kutikularisierten Epidermiszellen sind schwach verdickt, dagegen sind die folgenden Subepidermalzellen stark verdickt und verholzt, von Gerbstoffen erfüllt. In der inneren Partie des Haustoriumhalses treten zerstreut zahlreiche Sklerenchymzellen auf. Im Haustoriumhalse verlaufen vier Gefäßbündel, welche schwach entwickelte Schutzscheiden besitzen. Die 3—4 cm lange, zirka 1 mm dicke Kotyledonarscheide bildet eine 1·5—2 mm hohe Ocrea mit schnabelförmiger Mündung. Die Kotyledonarscheide ist kutikularisiert, ihre verdickte untere Partie trägt einige etwas erhabene Spaltöffnungen. Die Gefäßbündelchen besitzen starke Schutzscheiden. Die Primärwurzel durchbricht die dickliche Coleorhiza. Die Wurzelepidermis ist teils zerstört, teils mit verdickten und verholzten Zellwänden versehen. Der mechanische Hohlzylinder war im untersuchten Stadium noch jung.

Ptychococcus paradoxus Becc. Der untersuchte Keimling (Fig. 4) besaß drei Scheidenblätter, eine 15 cm lange Primärwurzel und 8—12 cm lange Adventivwurzeln. Das nur undeutlich ruminierte

Endosperm (Fig. 68) trat noch in einer dicken Schicht auf. Die Haustoriumoberfläche ist leicht gefaltet, die gewöhnlich isodiametrischen Epidermiszellen haben im oberen Haustoriumteile flache, im unteren konvexe Außenwände (Fig. 57) und enthalten kleinkörnige Stärke. Das Schwammparenchym besteht aus gestreckten Zellen; 25 Gefäßbündel verlaufen in der Nähe der Epidermis. Der 1 mm lange Haustoriumhals besitzt in dem an das Endosperm grenzenden Teil eine dünne Kutikula und schwach verdickte Epidermiszellen. Der der Samenhaut anliegende Teil ist durch eine verdickte, verholzte, gerbstoffreiche Epidermis und Hypoderma ausgezeichnet; in seiner Außenschicht treten zerstreut verholzte Faserzellen auf. 15 Gefäßbündel bilden einen Ring auf der halben Radiuslänge des Haustoriumhalses. Die zum größten Teil zerstörte Kotyledonarscheide bildet eine beinahe 1 cm hohe Ocrea. Sie ist durch viele Bastfaserstränge gefestigt. Drei 2, 4, 7·5 cm lange, derbe und steife Scheidenblätter waren vorhanden. Die Primärwurzel wie bei *Calyptrocalyx spicatus*, mit dem Unterschiede, daß in der an den Zetralzylinder grenzenden Parenchympartie Bastzellen oder Bastbündelchen auftreten. In den Adventivwurzeln sind die Raphidenzellen noch zahlreicher als in der Primärwurzel.

Ptychosperma elegans Bl. Gedeiht am Nord- und Ostgestade Australiens. — Die Keimung dieser Palme (unter dem Namen *Seafortia elegans*) wurde von Ebeling beschrieben. Der mir zur Verfügung stehende, zweimonatliche Keimling besaß zwei Scheidenblätter und zwei 4 und 5 cm lange Wurzeln. Das Haustorium war infolge von Endospermrumination reichlich verzweigt. Die Epidermiszellen sind isodiametrisch („nicht gestreckt" — sagt Ebeling) und enthalten sehr kleinkörnige Stärke. Das Parenchym ist ein Schwammparenchym. Der Haustoriumhals ist sehr kurz, sonst wie bei *Calyptrocalyx spicatus*; er enthält 4 bis 6 Gefäßbündel. Die Kotyledonarscheide bildet eine 0·5 cm hohe Ocrea mit schnabelförmiger Mündung; sie ist ganz ähnlich gebaut wie bei *Daemonorops intermedius;* es kommt aber nur ein Gefäßbündelpaar vor und die Bastfaserstränge sind nicht so zahlreich. Die zwei ersten, 12 und 20 mm langen Scheidenblätter sind lederartig und steif. Die Primärwurzel hat keine Nebenwurzeln, man findet solche spärlich nur an der Adventivwurzel, welche hinsichtlich

ihres anatomischen Baues dem *Calyptrocalyx spicatus* nahe steht. Die Primärwurzel besitzt im Unterschied zur Adventivwurzel dünnwandige Raphidenzellen.

Ptychosperma Macarthurii H. Wendl. Die Keimpflanze (Fig. 29 im Alter und Habitus mit der vorigen ganz übereinstimmend. Das Endosperm ist hart und gleichförmig. In der unteren Samenpartie steckt der eiförmige, 1 mm lange Embryo. Auf dem Querschnitt durch den Embryo wird die Kotyledonarspalte (Fig. 38), welche sich von der Knospe nach außen erstreckt, sichtbar. In den embryonalen Gefäßbündeln sind schon Tracheiden vorhanden. Im Basalteile des Embryos kommen zahlreiche Raphidenzellen vor. Das Haustorium war im untersuchten Stadium 4 mm lang, mit etwas gefalteter Oberfläche. Die Epidermiszellen sind flach, klein (Fig. 69 *a*), besonders im Vergleiche mit denjenigen des später als Haustorium fungierenden Embryoteiles (Fig. 69 *b*), mit leicht gewellten Außenwänden; sie enthalten kleinkörnige Stärke. Die Parenchymzellen sind mit Stärke vollgepfropft. Die Interzellularen sind klein. Die Anordnung und Zahl der Gefäßbündel wie bei *Ptychosperma elegans*. Der kaum 0·5 mm lange Haustoriumhals stimmt bezüglich des anatomischen Baues mit dem des *Calyptrocalyx spicatus* überein. Fünf mit C-förmigen Schutzscheiden versehene Gefäßbündel bilden auf der halben Radiuslänge des Haustoriumhalses einen Ring. Die Kotyledonarscheide, wie auch die zwei ersten Scheidenblätter und Wurzeln sind ähnlich wie bei der vorigen Art beschaffen.

Dictyosperma album H. Wendl. Mehrere wichtige Keimungsstadien lagen mir vor. (Die ältere Keimpflanze ist in Fig. 8 abgebildet). Im basilaren Teile des harten, ruminierten Endosperms steckt der Embryo (Fig. 18), welcher von einem kleinen, runden Deckel geschützt ist (Fig. 20 *D*), auf den ein größerer, flügelartiger Schutzdeckel (Fig. 21 *b*) und eine unter dem Mesokarp liegende verholzte Faserhaube (Fig. 21 *c*) folgen. Der Embryo (Fig. 19 *a*) ist 3 mm lang, asymmetrisch, abgeflacht; sein morphologisch oberer Teil ist spitzig. In der Knospe sind zwei Blattanlagen sichtbar; eine Kotyledonarspalte ist nicht vorhanden. Die Gefäßbündel stehen im Kambialstadium. Der basilare Embryoteil enthält zahlreiche Raphidenzellen. Das Haustorium entwickelt sich auf folgende

Weise (Fig. 19 *a—f*): Der flache, zungenförmige haustoriale Embryoteil wächst in die Länge und Breite und wird spindelförmig. Das Haustorium wird immer dicker, eiförmig und füllt in diesem Stadium das von den Samenhautfalten freie Innere des Endosperms aus. Ferner erscheinen auf der Haustoriumoberfläche längliche Erhebungen, welche zwischen die Samenhautfalten hineinwachsen. Endlich nimmt das Haustorium die Gestalt des Endosperms an (Fig. 7 *H*); dabei werden die dünneren Samenhautfalten aufgelöst. Die Epidermiszellen des Haustoriums sind leicht abgeflacht, haben konvexe Außenwände und enthalten feinkörnige Stärke und Fetttropfen. Das Parenchymgewebe sowie die Anordnung und Zahl der Gefäßbündel wie bei *Ptychosperma elegans*. Der 0·5 mm lange, 1·5 mm breite Haustoriumhals ist ebenso wie bei *Calyptrocalyx spicatus* gestaltet, enthält aber 10 Gefäßbündel, welche in der Entfernung von $^1/_3$ Radius vom Zentrum einen Ring bilden. Die Kotyledonarscheide bildet eine 5 mm hohe Ocrea mit runder Mündung; ihre Epidermis ist kutikularisiert, das kompakte Parenchymgewebe besteht aus quergestreckten Zellen. In der Kotyledonarscheide verlaufen 8 Gefäßbündel, von welchen zwei in den Kotyledonarstiel übertreten. Außerdem tragen einige Bastfaserstränge zur Festigung der Kotyledonarscheide bei. Die zwei, 1·5 und 4·5 cm langen Scheidenblätter sind steif. Wurzelbau wie bei *Ptychosperma elegans* (Fig. 70).

Archontophoenix Alexandrae H. Wendl. Eine stattliche Palme Ostaustraliens. — Der untersuchte Keimling (Fig. 23) war 2 Monate alt, besaß ein nicht ganz entfaltetes erstes Laubblatt, eine 6 cm lange Primärwurzel und zwei bis drei Adventivwurzeln. Das im ruminierten Endosperm fortwachsende Haustorium ist stark verzweigt (Fig. 35) und hat den gleichen anatomischen Bau wie bei *Ptychosperma elegans*. Der Haustoriumhals in Form und Bau ganz mit *Ptychosperma Macarthurii* übereinstimmend. Die Kotyledonarscheide von gleichem Aussehen wie bei *Ptychosperma elegans*, aber die Bastfaserstränge erreichen nur fast die Hälfte der Scheidenhöhe (Fig. 39). Zwei Scheidenblätter von 1·5 und 3·5 cm Länge sind oben manschettenartig erweitert. Die Primärwurzel durchbricht eine ausgiebige Coleorhiza. Die Wurzelepidermis großzellig, papillös, teils zerstört, teils verdickt und verholzt. Das Hypoderma verholzt, reich an Gerbstoffen. Der Hohlzylinder

ist stark entwickelt. Im Parenchym kommen spärliche verholzte Bastzellen und spärliche, dickwandige Raphidenzellen vor, welche hauptsächlich in den äußeren Partieen des Parenchyms erscheinen. Die Raphidenzellen treten in der Adventivwurzel zahlreicher auf.

Pinanga Kuhlii Bl. Der Keimling (Fig. 9) wurde im Endstadium des Keimungsprozesses untersucht. Er besaß das erste Laubblatt, eine 10 cm lange Primärwurzel und 10—12 cm lange Adventivwurzeln. Das zwischen die sehr zahlreichen Samenhautfalten hineinwachsende Haustorium hat etwas abgeflachte Epidermiszellen, welche kleinkörnige Stärke und Fetttropfen führen. Das Parenchymgewebe besteht aus etwas gestreckten Zellen, die Interzellularen sind klein, die Raphidenzellen sehr zahlreich. Die Anordnung und Zahl der Gefäßbündel wie bei *Ptychosperma elegans*. Der Haustoriumhals ist 1 mm lang; seine schwach verdickten Epidermiszellen haben eine dünne Kutikula; die inneren Gewebeteile enthalten zerstreute Raphidenzellen; 8 Gefäßbündel bilden auf der halben Radiuslänge des Haustoriumhalses einen Ring. Die Kotyledonarscheide ist in diesem Stadium fast abgestorben, dünn, kaum 2 mm hoch. Zwei Scheidenblätter 1 und 3 cm lang; das erste ist derb und steif. Die Primärwurzel durchbricht die deutliche Coleorhiza; die Epidermis, wie in Fig. 51. Die Adventivwurzeln ähnlich wie bei *Calyptrocalyx spicatus*; in der Primärwurzel weisen die Raphidenzellen unmerkliche Wandverdickungen auf (Fig. 52).

Pinanga ternatensis Scheff. Der 9 Wochen zählende Keimling (Fig. 30) besaß zwei Scheidenblätter, eine 6 cm lange Primärwurzel und zwei bis drei Adventivwurzeln. Das Endosperm ungemein stark ruminiert. Das Haustorium wie bei *Ptychosperma elegans*. Der Haustoriumhals, welcher einen Ring aus 8—10 Gefäßbündeln enthält, von demselben Bau wie bei *Korthalsia Junghuniana*. Die Kotyledonarscheide bildet eine 4 mm hohe Ocrea; in der unteren Partie ist sie verdickt, enthält im Parenchym zahlreiche Raphidenzellen, sonst wie bei *Dictyosperma album* gestaltet. Das erste Scheidenblatt ist 1 cm lang, derb, steif und stumpf. Die aus einer dicklichen Coleorhiza hervortretende Primärwurzel entwickelt nur spärliche Nebenwurzeln; ihre Epidermis (Fig. 50) ist großzellig, papillös und besitzt häufig verdickte, dachförmige,

Außenwände. Das verholzte Hypoderma ist reich an Gerbstoffen. Der Hohlzylinder ist wohl entwickelt. Das Parenchym enthält zahlreiche Raphidenzellen mit verdickten Wänden. In der Endodermis kommen zahlreiche (etwa 10—20) Durchlaßzellen vor. Die Adventivwurzel hat ähnlichen Bau.

Elaeis guineensis Jacq. Eine der wichtigsten Nutzpflanzen Afrikas. — Ich habe diese Palme in drei Keimungsstadien untersucht (vgl. Fig. 27 *a*, *b* und Fig. 28). Das Endosperm ist gleichförmig, fett und verhältnismäßig weich. Die Oberfläche des Haustoriums ist stark gefaltet. Die isodiametrischen Epidermiszellen enthalten kleinkörnige Stärke und Fetttropfen. Die Parenchymzellen sind stark gestreckt und bilden große Interzellularen; in den Außenschichten des Parenchyms wird Stärke und Fett aufgespeichert; 25 Gefäßbündel. Der Kotyledonarstiel ist 4 mm lang; der 1 mm lange Haustoriumhals ist wie bei *Oreodoxa regia* gebaut und enthält 12 Gefäßbündel. Der übrige Teil des Kotyledonarstiels sitzt in der Endokarpöffnung; seine Größenverhältnisse hängen von der Dicke des Endokarps und von der Größe der Endokarpöffnung ab. Er ist mit einer ziemlich starken Kutikula bedeckt und trägt nicht sehr zahlreiche (zirka 25 auf 1 mm^2), erhabene, rundliche oder gestreckte, mit kleiner, schmaler Öffnung versehene Spaltöffnungen. Die subepidermalen Parenchymschichten enthalten zahlreiche Raphidenzellen; das Parenchym funktioniert in den zwei früheren der untersuchten Stadien als Stärkespeicher. Die 5 mm lange Kotyledonarscheide bildet eine 3 mm hohe Ocrea mit schnabelförmiger Mündung. Ihr Parenchym enthält zahlreiche Raphidenzellen; zwei spärlich verzweigte Gefäßbündel verlaufen durch die Kotyledonarscheide und treten in den Kotyledonarstiel über. Zwei Scheidenblätter, 12 und 25 mm lang, kommen vor; das erste hat im Parenchym sehr viele Raphidenzellen. Die Primärwurzel durchbricht die dicke Coleorhiza, deren oberer Teil Spaltöffnungen trägt; im unteren Teil kommen zahlreiche Raphidenzellen vor. Die Wurzelepidermis ist großzellig und papillös. Das Hypoderma ist reich an Gerbstoffen und weist stark verdickte Zellwände auf. Im Parenchym kommen zahlreiche gestreckte, dünnwandige Raphidenzellen vor.

Cocos nucifera L. **var. vivipara.** Neben *Phoenix dactylifera* ist

die Kokospalme, was die Keimung anbelangt, am besten bekannt. Ihr Keimungsprozeß wurde von Jessen, Pfitzer, Warming, Sachs, Maria Levin und Wittmack untersucht. Die Morphologie und Anatomie des Haustoriums wurde von den erwähnten Autoren ausführlich beschrieben (Fig. 62 veranschaulicht das Sternparenchym des Haustoriums). Ich beschränkte mich hier nur auf die Darstellung meiner Untersuchungen, welche sich auf die übrigen Teile der Keimpflanze beziehen. Mein Material stammt von der Varietät „*vivipara*", deren Früchte schon am Stamm keimen. Die Pflanze wurde in zwei Stadien untersucht: das erste stellt Fig. 25 dar, im zweiten Stadium erreicht das erste, noch unentfaltete Laubblat die Höhe von 24 cm, das Haustorium die Länge von 8 cm. Der Haustoriumhals ist 3—4 mm lang; er berührt mit einem schmalen (bis 2 mm breiten) Streifen das Endosperm und die Samenhaut; dieser Teil ist in das Haustorium versenkt und hat im Durchmesser 4—5 mm. Zwischen der Samenhaut und dem Endokarp erweitert sich der Haustoriumhals bis auf 8—9 mm Durchmesser, um weiter unten wieder schmäler zu werden, so daß er in der Endokarpöffnung 5—7 mm breit ist. Der in das Haustorium versenkte Haustoriumhalsteil hat eine feine Kutikula, die Wände der Epidermiszellen weisen häufig Kutin auf. Die drei oder vier Zellen hohe subepidermale Schicht ist sehr gerbstoffreich; auf sie folgt eine fünf oder sechs Zellen hohe sklerenchymatische Schicht. Das Innere des Haustoriumhalses ist vom Parenchymgewebe erfüllt, welches von kleinen Luftgängen durchbrochen ist; dasselbe schließt zahlreiche (zirka 40) Gefäßbündel ein, welche sehr starke Schutzscheiden besitzen. (Wittmack's Bemerkung, daß der Kotyledonarstiel „aus lauter Gefäßbündelsträngen besteht", ist daher nicht genau). Der erweiterte Haustoriumhalsteil hat eine wohl entwickelte Kutikula, verdickte Membranen der Epidermiszellen, welche an den das Endokarp berührenden Stellen häufig in sklerenchymatische Elemente übergehen. Subepidermal tritt eine breite Parenchymschicht auf, in deren Mitte die Gefäßbündel verlaufen. Der untere, verjüngte Haustoriumhalsteil, welcher in der Endokarpöffnung sitzt, ist sehr kurz und weist denselben Bau wie der mittlere auf. Hart an der Grenze des Endokarps, an der Basis der Kotyledonarscheide bildet der Kotyledon, wie schon Sachs bemerkt hat, eine knollenförmige Verdickung, welche 1 cm hoch und 2 cm im Durchmesser hat. Sie besteht aus Parenchym-

gewebe, welches kleine Interzellularen aufweist; in seiner Außenschicht kommen zahlreiche Raphidenzellen vor. Die Spaltöffnungen sind hier groß, erhaben, offen, 25—30 auf 1 mm². Die Epidermiszellen sind häufig sklerenchymatisch ausgebildet (Fig. 63). Die Kotyledonarscheide bildet eine 1 cm hohe, bis 3 mm dicke Ocrea, welche sehr spärliche Spaltöffnungen besitzt. Epidermis und Hypoderma haben etwas verdickte Membranen. Das Parenchym enthält in den äußeren Partieen Raphidenzellen, in den inneren Luftgänge. Sehr zahlreiche Gefäßbündel sind mit festen Schutzscheiden versehen. Es bildeten sich vier Scheidenblätter von 2·5, 6, 10 und 18 cm Länge, sie waren dick, derb und steif, durch zahlreiche Gefäßbündel gefestigt. Die Wurzeln waren im untersuchten Stadium 2—7 mm dick und besaßen im oberen Teile spärliche Pneumathoden. Die großzellige, papillöse Epidermis hat verdickte und verholzte Membranen, das Hypoderma besteht aus sklerenchymatischen Zellen. Der Hohlzylinder ist verhältnismäßig schmal. Das Parenchym enthält zahlreiche Luftgänge.

Cocos comosa Mart. Der Keimling (Fig. 2) hatte im untersuchten Stadium das erste Laubblatt und eine 15 cm lange Primärwurzel. Das Haustorium ist von unregelmäßiger Gestalt (Fig. 47 *a*) infolge dicker Leistenbildung an der inneren Seite des Endokarps und unterliegt während des Wachstums einer zweimaligen starken Faltung (Fig. 47 *b*). Die makroskopisch warzige Haustoriumfläche ist gefaltet (Fig. 48); die Epidermiszellen sind groß, häufig etwas gestreckt mit konvexen Außenwänden und enthalten Stärkekörner und Fetttropfen. Das Parenchym ist ein Schwammparenchym. Zwanzig Gefäßbündel verlaufen in der äußeren Partie des Haustoriums. Der Kotyledonarstiel ist 1·5 cm, der Haustoriumhals 1 mm lang. Die Kutikula des Haustoriumhalses ist dünn, die Epidermis hat verdickte und verholzte Membranen (Fig. 46 *Ep*). Zwölf Gefäßbündel bilden einen Ring. Dicht hinter dem Endokarp befindet sich auf dem Kotyledonarstiel die 5 mm breite Spaltöffnungszone; die Spaltöffnungen sind erhaben, treten einzeln oder gruppenweise auf, etwa 50 auf 1 mm². Durch die Oberseite des Kotyledonarstiels geht eine $^1/_4$ mm tiefe Furche (Fig. 49), welche mit kleinzelliger, kutikularisierter Epidermis ausgekleidet ist; sie bildet eine Verlängerung der 5 mm langen Mündung der Kotyledonarscheide. Die Epidermis des Kotyledonarstie-

les ist, mit Ausnahme der Spaltöffnungszone und der Furche, aus ungleich großen, teilweise zerstörten, hie und da in kurze, stumpfe Haare ausgewachsenen Zellen zusammengesetzt. Das Hypoderma hat verdickte und verholzte Zellwände, der Hohlzylinder ist nicht sehr stark entwickelt. Das Parenchym der Spaltöffnungszone enthält spärliche, kleine Raphidenzellen; weiter nach unten kommen in demselben Luftgänge vor, welche nach unten weiter werden. Die Kotyledonarscheide ist offen, 1·5—2 cm hoch und aus gleichen anatomischen Elementen wie der Kotyledonarstiel gebaut. Zwei 2 und 5 cm lange Scheidenblätter kommen vor. Die im mittleren Teile etwas verdickte Primärwurzel trägt an der Basis der Kotyledonarscheide einen Kranz von 5 Nebenwurzeln. Die Wurzelepidermis ist wie bei den meisten Arten beschaffen, das Hypoderma besteht aus Sklerenchymzellen (Fig. 45 *c*, *Hp*); an das letztere grenzt der mechanische Hohlzylinder. Im Parenchym sind kleine, spärliche Luftgänge und stark gestreckte, dünnwandige Raphidenzellen sichtbar. Die Parenchymzellen sind stärkereich; im untersuchten Stadium war die Wurzel in $^2/_3$ ihrer Länge mit Stärke erfüllt. In der jüngeren, keine Stärke aufspeichernden Wurzelpartie sind die Hypodermazellen dünnwandig (Fig 45 *a*. *Hp*).

Martinezia erosa Kth. ist eine amerikanische Stachelpalme. — In dem untersuchten Stadium (Fig. 5) besaß die keimende Pflanze das erste Laubblatt, eine 15 cm lange Primärwurzel und zwei Adventivwurzeln. Das in ein fettes Endosperm hineinwachsende Haustorium hat eine gefaltete Oberfläche. Seine Epidermis ist der von *Cocos comosa* ähnlich, das Schwammparenchym weist Raphidenzellen und kleine Luftgänge auf. Die Gefäßbündel, 30 an der Zahl, haben peripheren Verlauf. Der Haustoriumhals ist 3 mm lang; sein dünnster unterer Teil steckt in der Endokarpöffnung; der obere Teil grenzt an das Endosperm und an die Samenhaut; die Kutikula ist hier gefaltet, die Außenwände der Epidermiszellen sind verdickt (Fig. 54 *c*, *Cu*, *Ep*). Im Bereiche der engen Endokarpöffnung ist die Kutikula glatt, die Außenwände der Epidermiszellen sind hier erhaben und stark verdickt (Fig. 54 *b*, *Cu*, *Ep*). Der untere Teil des Haustoriumhalses erweitert sich in demselben Maße wie die Endokarpöffnung; an dieser Stelle sind die Epidermiszellen fast gleichmäßig verdickt (Fig. 54. *a*, *Ep*). Im Haustorium halse verlaufen 10 Gefäßbündel, welche von schwach ent-

wickelten Schutzscheiden umgeben sind. Die 8 mm lange Kotyledonarscheide bildet eine Ocrea mit runder Mündung. Sie besitzt eine Kutikula. Im Parenchym treten zahlreiche Raphidenzellen auf. Zwei Gefäßbündel laufen die Kotyledonarscheide entlang und treten in den Haustoriumhals; außerdem kommen einige Bastbündel vor. Zwei Scheidenblätter sind mit Stacheln versehen, welche auch am Stiel und, wenn auch spärlich, an der Spreite der Laubblätter vorkommen. Die Primärwurzel durchbricht eine beträchtliche Coleorhiza und besitzt eine großzellige, papillöse Epidermis, deren Zellwände schwach verdickt und verholzt sind. Im Parenchym, welches nicht sehr viele Stärkekörner enthält, treten Bastfaserstränge und dünnwandige Raphidenzellen auf. Die Luftgänge weisen eine radiäre Lage auf. Die Adventivwurzeln besitzen im Unterschiede zur Primärwurzel eine geringere Bastbündelzahl.

Allgemeiner Teil.

Auf Grund der früheren Untersuchungen und meiner eigenen Studien können die morphologischen und anatomischen Verhältnisse der Palmenkeimlinge, wie unten folgt, dargestellt werden.

Das Haustorium nimmt immer, was schon längst bekannt war, die Gestalt des Endosperms an; es kann demnach rund, gestreckt, asymmetrisch, häufig infolge von Samenhautfaltungen verzweigt sein. Das Wachstum des Haustoriums beruht nach Sachs auf Teilungen der subepidermalen Meristemzellen und auf Streckung der Parenchymzellen. Die Haustoriumoberfläche ist stark entwickelt, was bei den ruminierten Endospermen selbstverständlich ist. Bei gleichförmigen Endospermen ist die Haustoriumoberfläche stark gefaltet. Diese Falten sind manchmal makroskopisch als längliche parallele Erhebungen wie bei *Cocos nucifera* (Fig. 25. *H*) oder Warzen wie bei *Cocos comosa* oder auch als große unregelmäßige Lappen wie bei *Livistona* (Fig. 34. *a H*) sichtbar. Die Epidermiszellen des Haustoriums waren bei den von mir untersuchten Arten nicht gestreckt, im Gegensatz zu den Angaben von Sachs für *Phoenix dactylifera* und von Ebeling für *Phoenix canariensis*, *Ph. tenuis*, *Ph. reclinata* und *Latania borbonica*. Die Epidermiszellen sind gewöhnlich isodiametrisch, manchmal etwas abgeplattet oder unmerklich gestreckt. Ihre Größenverhältnisse sind verschieden; sie können

groß, wie bei *Cocos nucifera* oder sehr klein und flach wie bei *Ptychosperma Macarthurii* (Fig. 69. *a*) sein. Ihre Außenwände sind meistenteils wellig konturiert, bei einigen Arten konvex oder flach. Bei der Hälfte der untersuchten Arten enthält die Epidermis kleine Stärkekörner, manchmal auch Fetttröpfchen. Die Subepidermalzellen sind klein und gedrängt; die Parenchymzellen sind meistens stark gestreckt; große Interzellularen bedingen die schwammige Konsistenz des Haustoriums. Ein gedrängtes, aus isodiametrischen oder nur etwas gestreckten Zellen und kleinen Interzellularen bestehendes Parenchym besitzt im fertigen Haustorium nur *Calyptrocalyx spicatus*. Die gestreckten Parenchymzellen bilden nicht selten ein Sternparenchym (Fig. 62) oder sind den haustorialen Verzweigungen parallel; in der unteren Partie des Haustoriums sind die Parenchymzellen immer gedrängt, zylinderförmig, der Hauptachse des Haustoriums parallel gestreckt. In der inneren Partie des Haustoriums entstehen bei mehreren Arten Luftgänge, welche, wie bei *Oncosperma filamentosum*, eine beträchtliche Größe erreichen können. Die Membranen der Parenchymzellen reagieren auf Zellulose und Pektin, bei *Kentia Canterburyana* ergeben sie die Amyloid-Reaktion. Das Haustorium speichert gewöhnlich Stärke, manchmal auch Fetttropfen in den äußeren Parenchymschichten und in seinem unteren Teile auf. Nur bei *Calyptrocalyx spicatus* war das ganze Parenchym des Haustoriums, ähnlich dem Stärkeparenchym der Speicherorgane verschiedener Pflanzen mit Stärke vollgepropft. Bei vielen Arten kommen im Haustorium zahlreiche Raphidenzellen vor. — Das Haustorium kann daher nicht nur als ein Nährstoffe aufnehmendes und leitendes Organ, sondern auch als Reserve- und Sekretionsorgan fungieren. Die Gefäßbündel treten bei Arten mit kleinen Samen in der Zahl von 20 bis 30 oder auch weniger auf; sehr zahlreich sind sie bei den Arten mit großen Samen, wie *Cocos nucifera* und *Orania regalis*. Sie verlaufen gewöhnlich in der Nähe der Haustoriumoberfläche und nehmen in größeren Haustorialverzweigungen bogenförmigen Verlauf an; bei wenigen Arten gehen sie auch durch die Mitte hindurch. Gegen die Kotyledonarspitze vereinigen sie sich regellos und treten nach unten zu einigen wenigen oder zu mehreren, dickeren, mit C-förmigen Schutzscheiden versehenen Bündeln zusammen. In den Gefäßbündeln ist der Gefäßteil schwach repräsentiert, das Kambiform dagegen ist stark entwickelt (Fig. 36).

Kotyledonarstiel. Von den von mir untersuchten Palmen-

arten keimen 19 admotiv. Ihr Kotyledonarstiel ist mithin fast immer auf den sog. Haustoriumhals beschränkt. Er berührt unmittelbar das Endosperm und die Samenhaut, manchmal auch das Endokarp, ist immer mit einer deutlichen Kutikula versehen, welche bei *Oncosperma filamentosum* sogar eine ungewöhnliche Dicke erlangt (Fig. 56 *Cu*). Die Epidermis hat verdickte Zellwände, besonders sind die Außenwände oft sehr stark verdickt; Zellulose, Pektin, auch manchmal Lignin sind in ihnen nachweisbar. Das Hypoderma hat gewöhnlich verdickte Wände, manchmal ist es sehr gerbstoffreich. In der Außenschicht des Haustoriumhalses kommen bei einigen Arten Sklerenchymzellen vor, welche gedrängt oder zerstreut auftreten. Das Innere des Haustoriumhalses besteht aus gedrängten, zylindrischen Zellen mit verdickten, Zellulose und Pektin aufweisenden, selten verholzten Membranen. Die Gefäßbündel kommen bei den meisten Arten in der Zahl von 10 bis 20, mindestens aber 4 vor, sehr zahlreich sind sie bei Arten mit großen Früchten. Sie bilden auf dem Querschnitt einen Ring (*Cocos nucifera* ausgenommen), gewöhnlich auf der halben Radiuslänge des Haustoriumhalses. Sie sind mit C- oder ringförmigen Schutzscheiden versehen, welche noch im untersten Haustoriumteil existieren. Alle diese Einzelheiten deuten darauf hin, daß die mechanischen Elemente des Haustoriumhalses in erster Reihe dem Seitendruck entgegenwirken. — Von den von mir untersuchten remotiv keimenden Arten besitzt keine einen so außerordentlich langen Kotyledonarstiel wie die berühmte *Lodoicea seychellarum* oder *Hyphaene*; er erreicht bei den von mir untersuchten Arten nur 0·5 bis 6 cm; sein Durchmesser beträgt gewöhnlich 2 bis 3 mm, bei *Orania regalis* bis 1 cm. Die Oberfläche des Kotyledonarstiels ist bei den von mir untersuchten Arten längsgefurcht. Wenn die Außenschicht des Kotyledonarstiels infolge zahlreicher Luftgänge weich ist, werden einige mehr oder weniger deutliche Furchen gebildet; am tiefsten ist die an der Oberseite verlaufende Furche (*Livistona*). Einen anderen Charakter hat die Oberseitenfurche bei *Orania regalis* und *Cocos comosa* (Fig. 49), welche einen derben, aus gedrängtem Gewebe bestehenden Kotyledonarstiel besitzen; hier sieht es aus, als ob der Kotyledonarstiel auf der Oberseite scharf der Länge nach eingeschnitten wäre. Die Furchenwände sind im Gegensatz zum übrigen Teil des Kotyledonarstiels mit Kutikula bedeckt und die Furche bildet immer die Fortsetzung der Kotyledo-

narscheidenmündung. Diese Oberseitenfurchen deuten ohne Zweifel auf die nicht vollkommene Verschmelzung der Ränder dieses Kotyledonarteiles hin; dies tritt besonders deutlich zutage bei *Orania regalis*, welche eine sehr tiefe Oberseitenfurche besitzt (Fig. 11 *M*), aber auch in den Fällen, wo mehrere Furchen vorkommen (*Livistona altissima* Fig. 37), ist diese obere, tiefste Furche kein zufälliges Gebilde, da sie mit dem Gefäßbündelsystem im innigen Zusammenhange steht. Es kann auch vorkommen, daß die Kotyledonarränder auf der ganzen Länge des Kotyledons miteinander verschmolzen sind und eine mit Kutikula ausgekleidete Röhre in diesem Kotyledonarteile einschließen (*Caryota mitis*); diese Röhre ist eine Verlängerung der Kotyledonarhöhle, innerhalb welcher sich die Knospe entwickelt. — Falls der Kotyledonarstiel über die Frucht hinauswächst, besitzt er eine großzellige, papillöse oder eine mit kurzen Haaren bedeckte Epidermis, welche funktionell mit der Wurzelepidermis übereinstimmt. Die Kutikula bedeckt nur die 4 bis 10 mm breite Spaltöffnungszone. Die Zahl der Spaltöffnungen beträgt 40 bis 50 auf 1 mm^2, nur bei *Livistona Hoogendorpii* erreicht sie die Zahl von 200. Die Spaltöffnungen sind erhaben; eingesenkte Spaltöffnungen, wie sie Gehrke für zwei *Pritchardia*-Arten angibt, sind mir nicht begegnet. Das Parenchym des Kotyledonarstiels ist gedrängt oder von Luftgängen durchbrochen. In der Spaltöffnungzone enthält dasselbe Raphidenzellen. Die mechanischen Elemente sind im Kotyledonarstiele durch den in der Außenschicht auftretenden Hohlzylinder und die Gefäßbündelschutzscheiden repräsentiert. Das Gefäßbündelsystem ist im Querschnitt ring- oder hufeisenförmig, die Gefäßbündelzahl stimmt mit derjenigen des Haustoriumhalses überein.

Die Kotyledonarscheide kann, was Form und Größe anbetrifft, verschieden aussehen. In den meisten Fällen bildet sie eine Ocrea (bei admotiv keimenden Arten immer, bei remotiv keimenden manchmal), sie kann auch offen sein und unmittelbar in den Kotyledonarstiel übergehen. Die Ocrea hat eine rundliche oder schnabelförmige Mündung. Die Ränder der Mündung sind mit Epidermis bedeckt, nur bei *Caryota mitis* wird die Mündung durch die Tätigkeit eines Trennungsgewebes gebildet. Die Kotyledonarscheide ist bei den meisten Arten 2—15 mm hoch und nicht über 2 mm dick; nur bei *Orania regalis* ist sie bis 7 cm hoch und bis 1 cm dick. Ihre Epidermis ist bei admotiv keimen-

den Arten mit Kutikula bedeckt, bei den anderen ist sie großzellig, papillös oder bildet kurze Haare. Das Parenchym tritt gewöhnlich in einer dünnen Schicht auf, nur bei *Orania regalis* besitzt die Kotyledonarscheide eine dicke, stärkereiche Parenchymschicht, welche von einer Schutzschicht umhüllt ist, die bei anderen Arten fehlt; diese besitzen dafür chemische Schutzmittel, und zwar Nebenprodukte des Stoffwechsels, wie Gerbstoffe (welche von der keimenden Pflanze in den Außenschichten der Kotyledonarscheide gespeichert werden) und Kalkoxalat der Raphidenzellen. Das mechanische Element der Kotyledonarscheide ist in erster Reihe durch Gefäßbündel repräsentiert, deren Zahl mindestens zwei beträgt und durch bei vielen Arten auftretende Bastfaserstränge. — Bei admotiv keimenden Arten bildet der Kotyledo nicht selten eine knollenförmige Anschwellung an der Basis der Kotyledonarscheide, welche spärliche Spaltöffnungen trägt; manchmal treten Spaltöffnungen auf der Coleorhiza auf, welche bei den meisten admotiv keimenden Arten stark entwickelt ist und zahlreiche Raphidenzellen enthält. Die Coleorhiza der keimenden *Caryota mitis* hat eine andere Lage als bei den übrigen Arten, sie befindet sich nämlich nicht, wie gewöhnlich, an der Ansatzstelle der Wurzel, sondern an der Übergangsstelle des Haustoriumhalses in den Kotyledonarstiel (Fig. 15 *Col*). Bei den anderen remotiv keimenden Arten ist die Coleorhiza während der untersuchten Stadien des Keimungsprozesses überhaupt nicht mehr zu sehen.

Aus den obigen Betrachtungen folgt, daß der Kotyledo der Palmenkeimlinge mannigfaltige Funktionen erfüllen kann: er saugt aus dem Endosperm Nährstoffe auf und leitet sie dem Keimling zu, vermittelt den Gasaustausch, speichert Reservestoffe auf, befestigt manchmal den Keimling tief im Boden und beschützt die sich entwickelnde Knospe.

Die ersten Blätter sind immer scheidenartig; meist erscheinen nur zwei, selten eines, manchmal drei oder sogar vier (bei *Cocos nucifera*). Das erste Scheidenblatt ist immer bedeutend kürzer als die folgenden. Die Scheidenblätter sind stumpf (*Archontophoenix Alexandrae* ausgenommen), besitzen wohl entwickelte Gefäßbündelschutzscheiden und zahlreiche Bastbündel, besonders an der Blattaußenseite. Die Spaltöffnungen sind spärlich; das Parenchym bildet eine schmale Schicht, mit Ausnahme von *Orania regalis* und *Livistona Hoogendorpii,* wo das erste Scheidenblatt eine ansehnliche

Stärkemenge führt. Das erste Laubblatt besitzt eine schwach entwickelte und wenig differenzierte Spreite, was Pfitzer für über 100 Arten festgestellt hat; eine verhältnismäßig gut entwickelte Spreite kommt bei *Kentia Canterburyana* vor.

Die Primärwurzel wächst während des Keimungsprozesses bedeutend schneller als die Knospe (Fig. 22 *a—e*). Schon in diesem Stadium kommen Adventivwurzeln oder wirtelig angeordnete Nebenwurzeln zum Vorschein; beide Kategorien kommen bei einer einzigen der von mir untersuchten Arten *(Korthalsia Junghuniana)* während des Keimungsprozesses vor. Die Primärwurzel bildet meistens keine Seitenwurzeln, welche hauptsächlich an Adventivwurzeln entwickelt werden. Bei einigen Arten erfahren die Seitenwurzeln eine Umwandlung in Pneumathoden, welche den von Gatin für *Borassus flabelliformis* beschriebenen ähnlich sind. Die Wurzelspitze ist von einer häufig recht dicken Wurzelhaube geschützt, deren Zellen nicht der Verschleimung unterliegen, sondern sich fetzenartig abschälen und an älteren Wurzelpartieen Fetzenringe zurücklassen. An der Wurzelepidermis bilden sich bei wenigen Arten Haare aus; sie ist gewöhnlich großzellig und papillös; ihre Zellen sind in der Jugend dünnwandig und unterliegen in den älteren Partieen teils der Zerstörung, teils werden sie verdickt und verholzt; die Wandverdickungen, besonders die der Außenwände, können sehr bedeutend sein. Bei *Kentia Canterburyana* werden während des Dickenwachstums gegen das Innere der Zellen gerichtete Wucherungen gebildet (Fig. 58 *Ep*). Das Hypoderma ist sehr oft verholzt, immer an Stellen mit zerstörter Epidermis; bei einigen Arten sind die Hypodermalzellen verdickt und können sogar sklerenchymatisch ausgebildet sein. Unter dem Hypoderma liegt der manchmal eine bedeutende Breite erreichende Hohlzylinder. Das Wurzelparenchym enthält mit wenigen Ausnahmen radiär orientierte Luftgänge. Auch gestreckte Raphidenzellen kommen fast allgemein vor; sie sind dünnwandig oder auch stark verdickt. In jungen Wurzelpartieen sind es kleine, von Raphidenbüscheln erfüllte Zellen; während des Wachstums werden ihre Wände verdickt. In fertigen, langen Raphidenzellen kommen der Länge nach zerstreute, vereinzelte Raphidennadeln vor. Die verdickten Raphidenzellen repräsentieren in der ausgewachsenen Wurzelpartie ein sehr starkes mechanisches Element. Ein gewisses Licht auf die physiologische Bedeutung dieser Zellen könnte die Leptominreaktion werfen, wel-

che ich in den dickwandigen Raphidenzellen der älteren Wurzeln von *Areca rubra* beobachtet habe; diese Reaktion trat in den dünnwandigen Raphidenzellen von *Livistona olivaeformis* und *Phoenix dactylifera* nicht auf. Was die Zahl und Ausbildung der Raphidenzellen betrifft, besteht ein Unterschied zwischen der Primär- und den Adventivwurzeln, sie sind nämlich bei allen Arten, bei welchen dickwandige Raphidenzellen in der Primärwurzel auftreten, viel zahlreicher in den Adventivwurzeln; ferner weisen Arten, welche in der Primärwurzel dünnwandige Raphidenzellen haben, stark verdickte Raphidenzellen in den Adventivwurzeln auf. Außer den Raphidenzellen kommen bei einigen Arten verholzte Bastzellen oder Bastfaserstränge vor, seltener Sklerenchymzellen. Das Parenchym der Primärwurzel enthält selten kleine Stärkemengen, kann aber auch gelegentlich als Stärkespeicher, wie bei *Cocos comosa,* fungieren.

Literaturverzeichnis.

Martius. Historia naturalis Palmarum. München 1823—1850. I. Vol.

Karsten. Die Vegetationsorgane der Palmen. Phys. Abhandl. d. kön. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1847.

Sachs. Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Ztg. 1862.

Ebeling. Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. Flora. 68. Jahrg. (1885).

Klebs. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuchungen aus dem Bot. Inst. zu Tübingen. 1881—1885. I. Bd.

Pfitzer. Über Früchte und Keimung einiger Palmen. Ber. d. Deut. bot. Gesellschaft. Bd. III. 1885.

Firtsch. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Keimpflanze der Dattelpalme. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse d. kais. Akad. d. Wiss. zu Wien. XCIII. Bd., I. Abt. 1886.

Levin Maria. Bidrag till hjerbladets anatomie hos monocotyledonerna. Bihang till k. Svenska Vet.-Akad. Handlingar (1887). Bd. 12., Afd. III., Nr. 3.

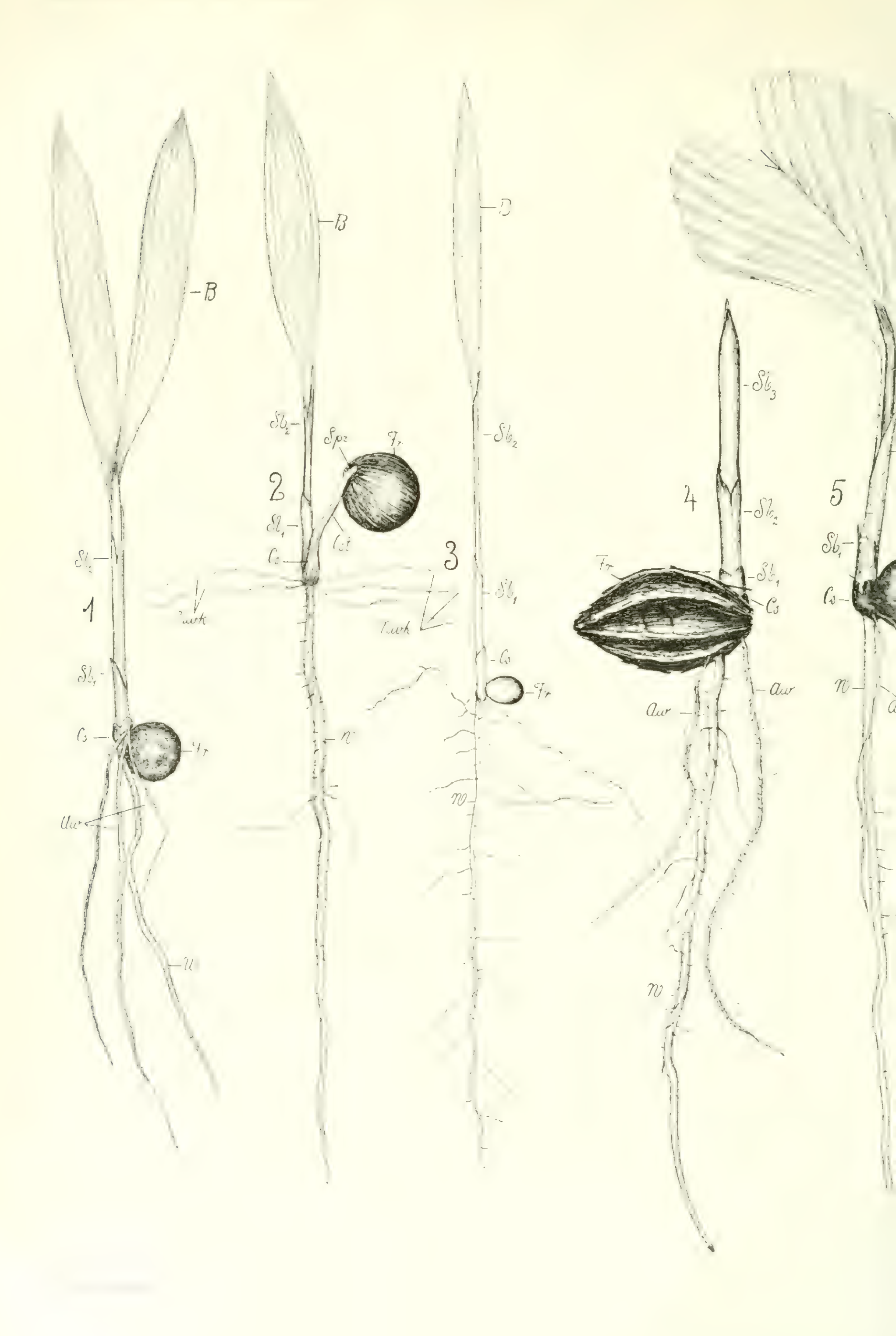
Gehrke. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie von Palmenkeimlingen. Inaug.-Diss. Berlin 1887.

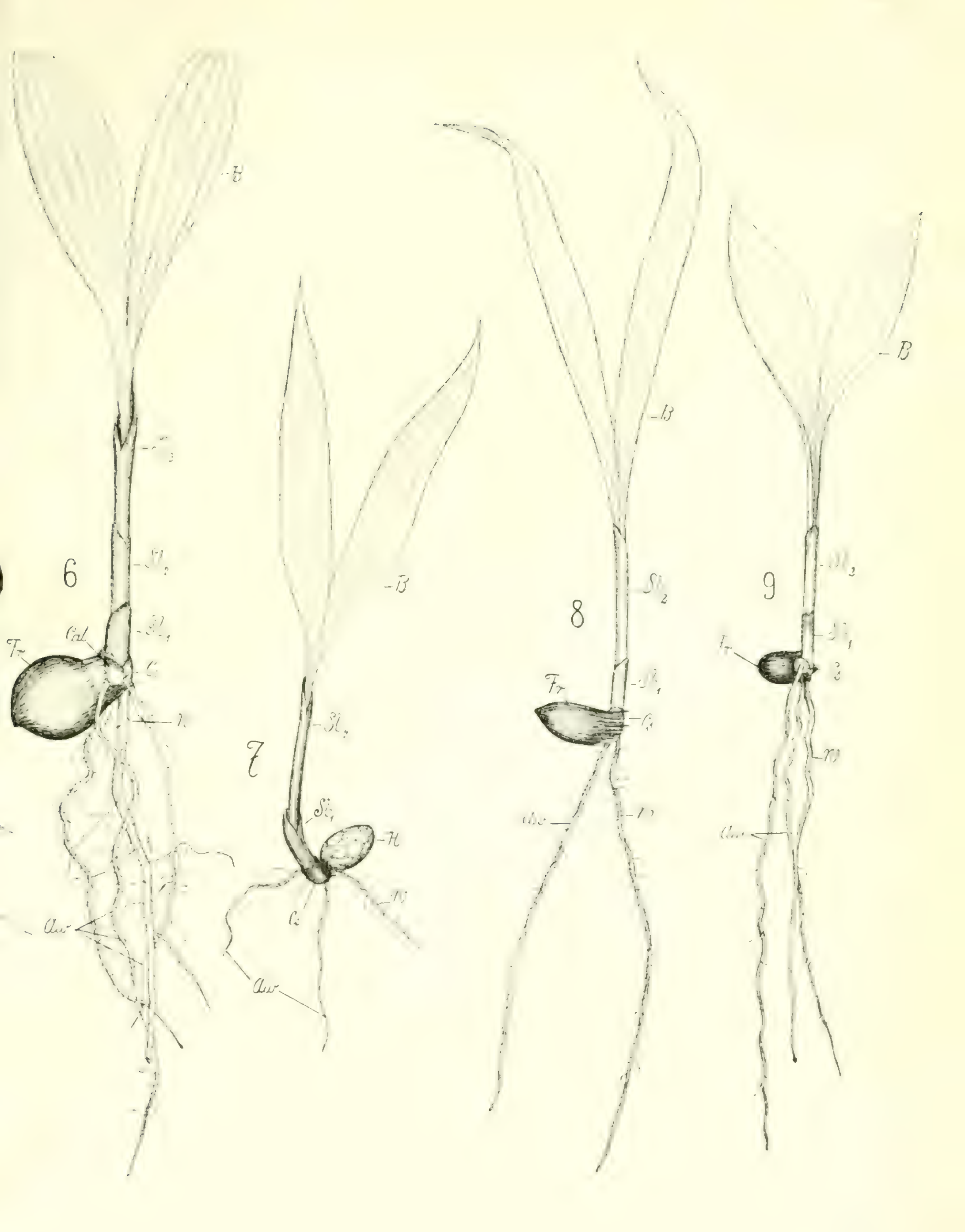
Tschirch. Physiologische Studien über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg. Vol. IX. (1890).

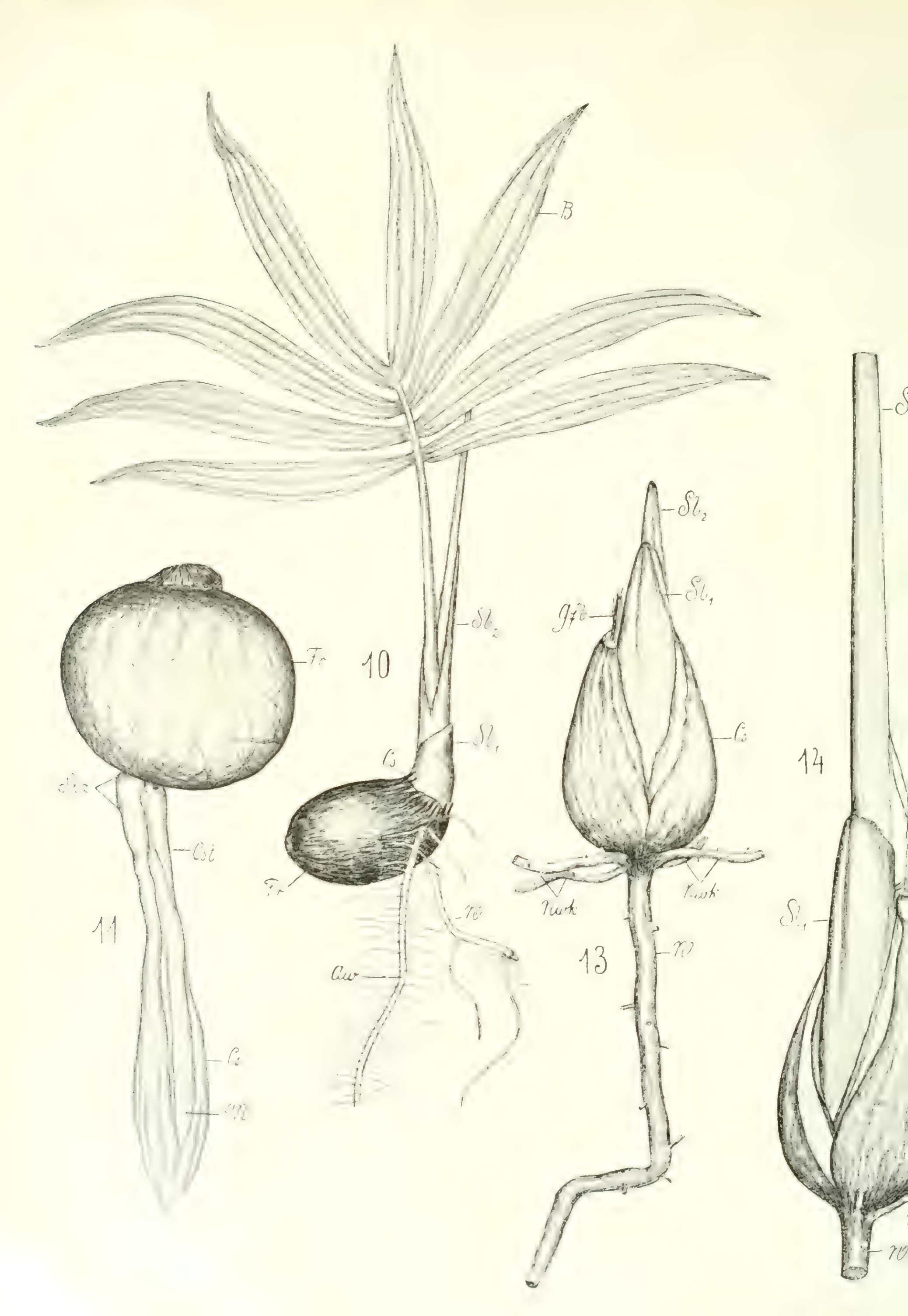
Wittmack. Die Keimung der Cocosnuß. Ber. d. Deut. bot. Gesellschaft. Bd. XIV. (1896).

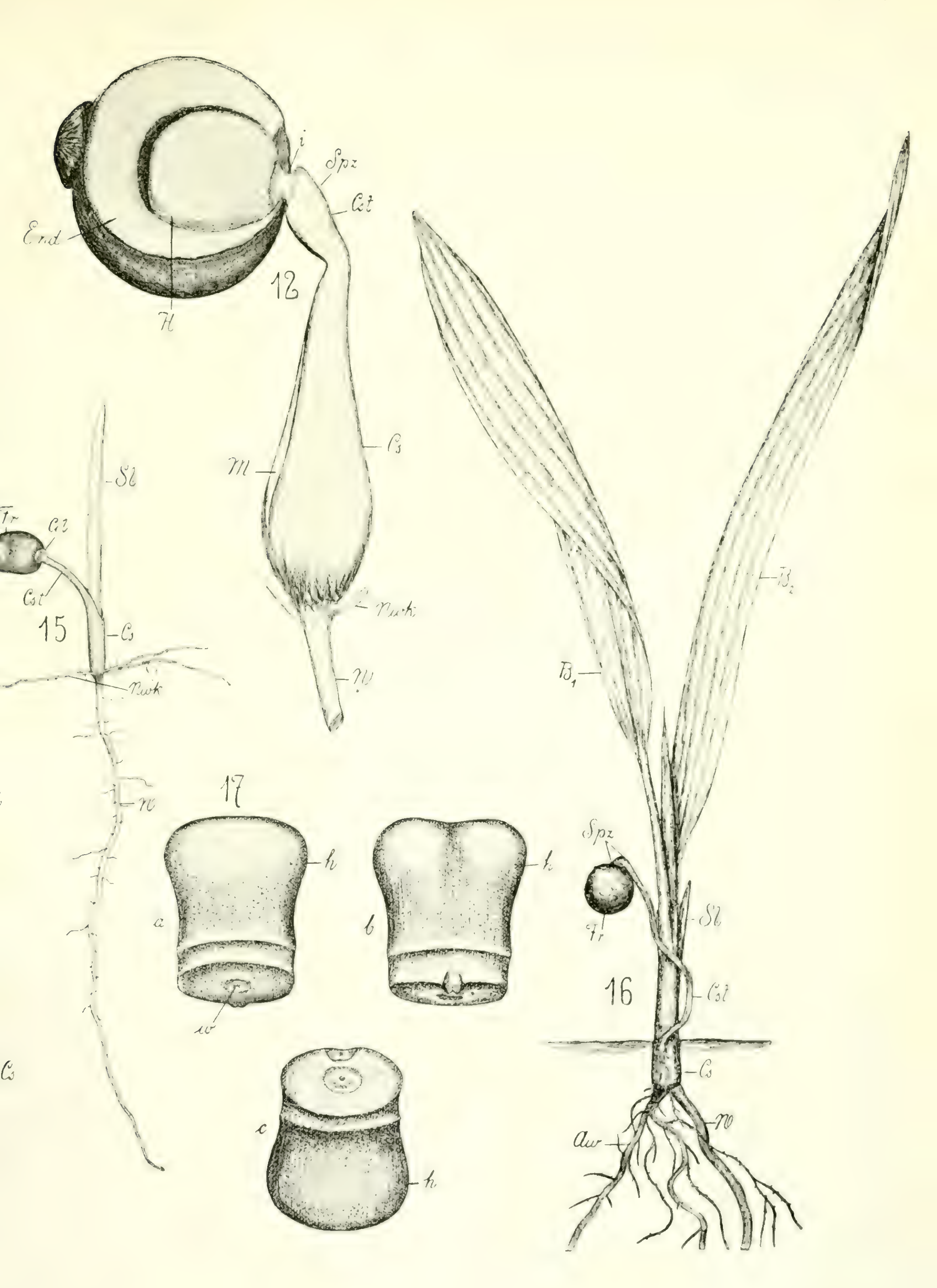
Velenovský. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. II. Teil. Prag 1907.

Gatin. Observations sur l'appareil respiratoire des organes souterrains des Palmiers. Revue générale de botanique. T. XIX. (1907).


1
2
3
4
5
B
Sb₁
Sb₂
Sb₃
Cs
Fr
Spz
Ct
aw
w
Lwk


6
7
8
9
B
Fr
H


B
10
Fr
Cs
11
Csl
Aw
13
14


12
End
H
i
Spz
Cst
M
Cs
Nwk
W
15
Fr
Ct
Cst
Sl
Cs
Nwk
W
17
h
a
b
c
w
16
B1
B2
Spz
Fr
Sl
Cst
Cs
W
Aw

Gatin. La morphologie de la germination et ses rapports avec l'anatomie. Revue gén. de bot. T. XX. (1908).

Tafelerklärung.

Auf den Tafeln LI—LIII bedeutet an den keimenden Palmen:

Fr = Frucht
H = Haustorium
End = Endosperm
Cs = Kotyledonarscheide
Cst = Kotyledonarstiel
Spz = Spaltöffnungszone auf dem Kotyledonarstiel
Sb = Scheidenblatt
B = Laubblatt
W = Primärwurzel
Aw = Adventivwurzel
Nwk = Kranz von Nebenwurzeln.

Tafel LI.

Fig. 1. *Oncosperma filamentosum* Bl. Endstadium der Keimung. $^2/_3$.
Fig. 2. *Cocos comosa* Mart. Endstadium der Keimung. $^2/_3$.
Fig. 3. *Oreodoxa regia* H. B. et Kl. Endstadium der Keimung. $^2/_3$.
Fig. 4. *Ptychococcus paradoxus* Becc. Keimling. $^2/_3$.
Fig. 5. *Martinezia erosa* Kth. Endstadium der Keimung. $^2/_3$.
Fig. 6. *Calyptrocalyx spicatus* Bl. Endstadium der Keimung. $^2/_3$. *Cal.* = die durch den wachsenden Embryo abgehobene Kappe. (Taf. LIII. Fig. 32 zeigt die Frucht dieser Art).

Fig. 7. *Dictyosperma album* Wendl. et Dr. Endstadium der Keimung. $^2/_3$. Nachdem die Samenschale gänzlich abgehoben wurde, ist das Haustorium sichtbar geworden, welches die Gestalt des jetzt schon verdauten Endosperms angenommen hat.

Fig. 8. Dieselbe Art, doch samt Fruchtschale gezeichnet. $^2/_3$.
Fig. 9. *Pinanga Kuhlii* Bl. Endstadium der Keimung. $^2/_3$.

Tafel LII.

Fig. 10. *Kentia Canterburyana.* F. Müll. Endstadium der Keimung. $^1/_2$.

Fig. 11, 12, 13, 14. *Orania regalis* Zipp. Keimling in 4 Entwicklungsstadien gezeichnet. $^2/_3$. *M* = Die Mündung der Kotyledonarscheide; Fig. 12 *i* = Haustoriumhals; Fig. 13 u. 14 *Gfb* = Die Gefäßbündel des Kotyledonarstiels; *Gr* = Die Grenze des Kotyledonarstiels und der Kotyledonarscheide.

Fig. 15. *Caryota mitis* Lour. Keimling. $^2/_3$; *Col* = Coleorhiza.

Fig. 16. *Livistona rotundifolia* Mart. Die Keimung schon vollendet. $^2/_3$.

Fig. 17. *Cocos nucifera* L. Embryo von drei Seiten gezeichnet; *h* = das künftige Haustorium; *w* = die künftige Austrittstelle der Wurzel. $^3/_1$.

Tafel LIII.

Fig. 18. *Dictyosperma album* Wendl. et Dr. Das ruminierte Endosperm, *a* = im Längsschnitt, *b* = im Querschnitt; *c* = Außenansicht nach der Entfernung der Testa; *R* = Samenhautfalten; *End* = Endosperm; *E* = Embryo $^1/_1$.

Fig. 19. *Dictyosperma album*. Die Entwicklung des Haustoriums. $^5/_1$. *a* = der ruhende Embryo; *b* = Das Haustorium beginnt zu wachsen; *c* = Haustorium stark verlängert; *d* = Das Haustorium hat den ganzen inneren ruminationsfreien Teil des Endosperms ausgefüllt; *e* und *f* = Das Haustorium wächst zwischen die Samenhautfalten und erreicht endlich ganz die Gestalt des früheren Endosperms. (S. Taf. LI, Fig. 7).

Fig. 20. *Dictyosperma album*. Der Same; *D* = Innendeckel bedeckt den Embryo. $^{1·5}/_1$.

Fig. 21. *Dictyosperma album*. Schutzeinrichtungen des Embryos unter dem Keimporus; *a* = Innendeckel, unmittelbar den Embryo bedeckend; *b* = Außendeckel; *c* = Faserhaube. $^2/_1$.

Fig. 22. *Dictyosperma album*. $^1/_1$. Verhältnis der wachsenden Wurzel zum Sproß an der keimenden Pflanze; *a* = Wurzel 1 mm lang, das andere Embryoende flach; *b* = Wurzel 2 mm lang; *c* = Wurzel 3 mm lang, das andere Embryoende konvex; *d* = Wurzel 1·5 cm lang, das andere Embryoende stumpfkegelförmig; *e* = Wurzel wie in *d*, die Spitze des ersten Blattes sichtbar.

Fig. 23. *Archontophoenix Alexandrae* Wendl. et Dr. $^1/_1$. Endstadium der Keimung.

Fig. 24. *Livistona Hoogendorpii* Teijsm. et Binn. $^1/_1$. Keimung.

Fig. 25. *Cocos nucifera*. $^1/_1$. Keimung; *Kl* = der verdickte Kotyledonteil mit Spaltöffnungen.

Fig. 26. *Pritchardia Sonorae* Wats. $^1/_1$. Die Kotyledonarscheide; das Gefäßbündel (*Gfb*) verläuft vom Hypokotyl nach oben und kehrt nach unten zum Kotyledonarstiel zurück.

Fig. 27. *Elaeis guineensis* Jacq. $^2/_1$. Die Keimung im frühen Stadium; *a* = Coleorhiza von der Wurzel durchbrochen; *b* = die Primärwurzel ist 3 mm lang. *Enc* = Endokarp.

Fig. 28. *Elaeis guineensis*. $^1/_1$. Endstadium der Keimung; *Enc* = Endokarp; *bl* = blinde Öffnungen in dem Endokarp.

Fig. 29. *Ptychosperma Macarthurii* Wendl. $^1/_1$. Die Keimpflanze.

Fig. 30. *Pinanga ternatensis* Scheff. $^1/_2$. Die Keimpflanze.

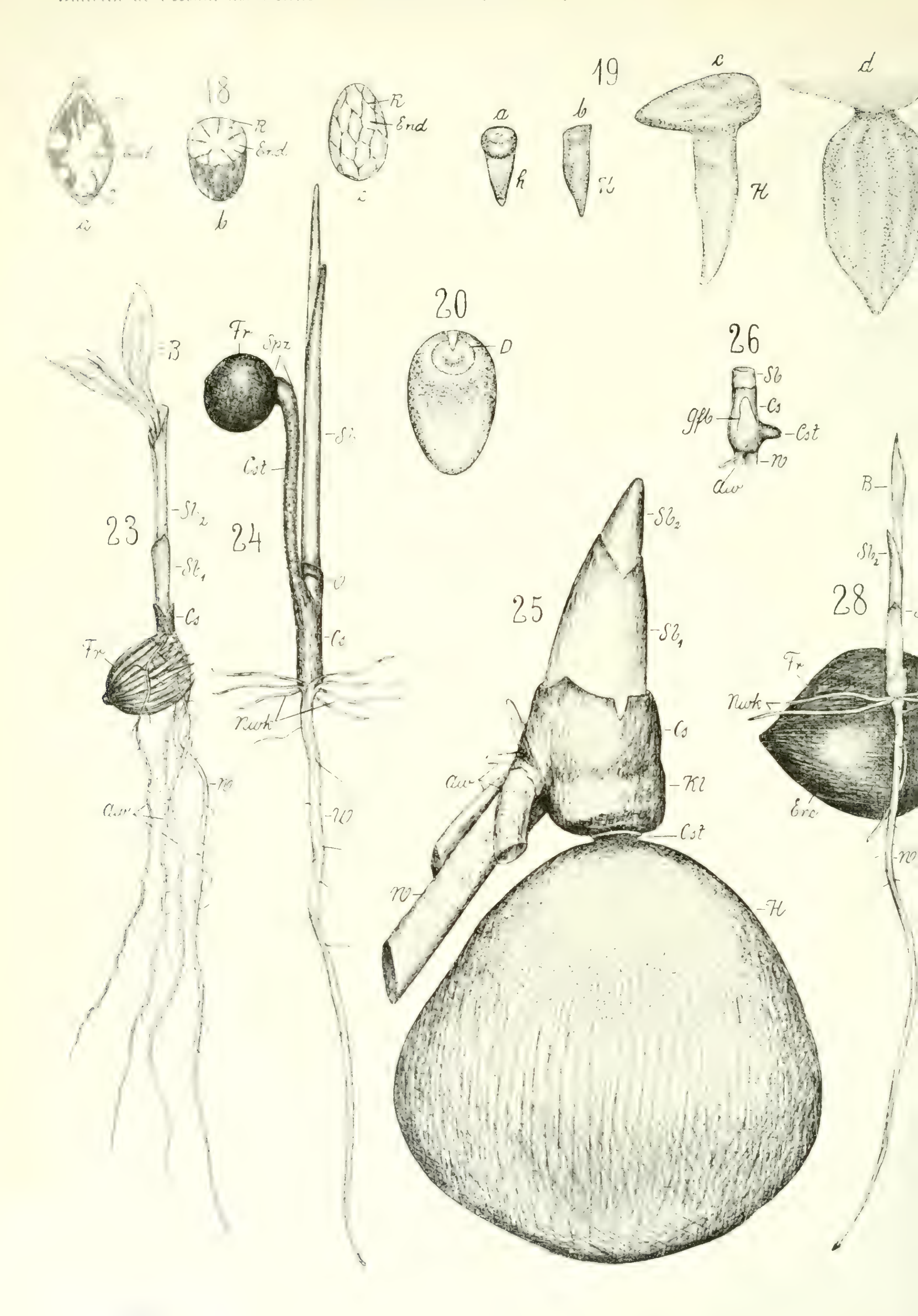
Fig. 31. *Korthalsia Junghuniana* Miq. $^1/_1$. Die Keimpflanze.

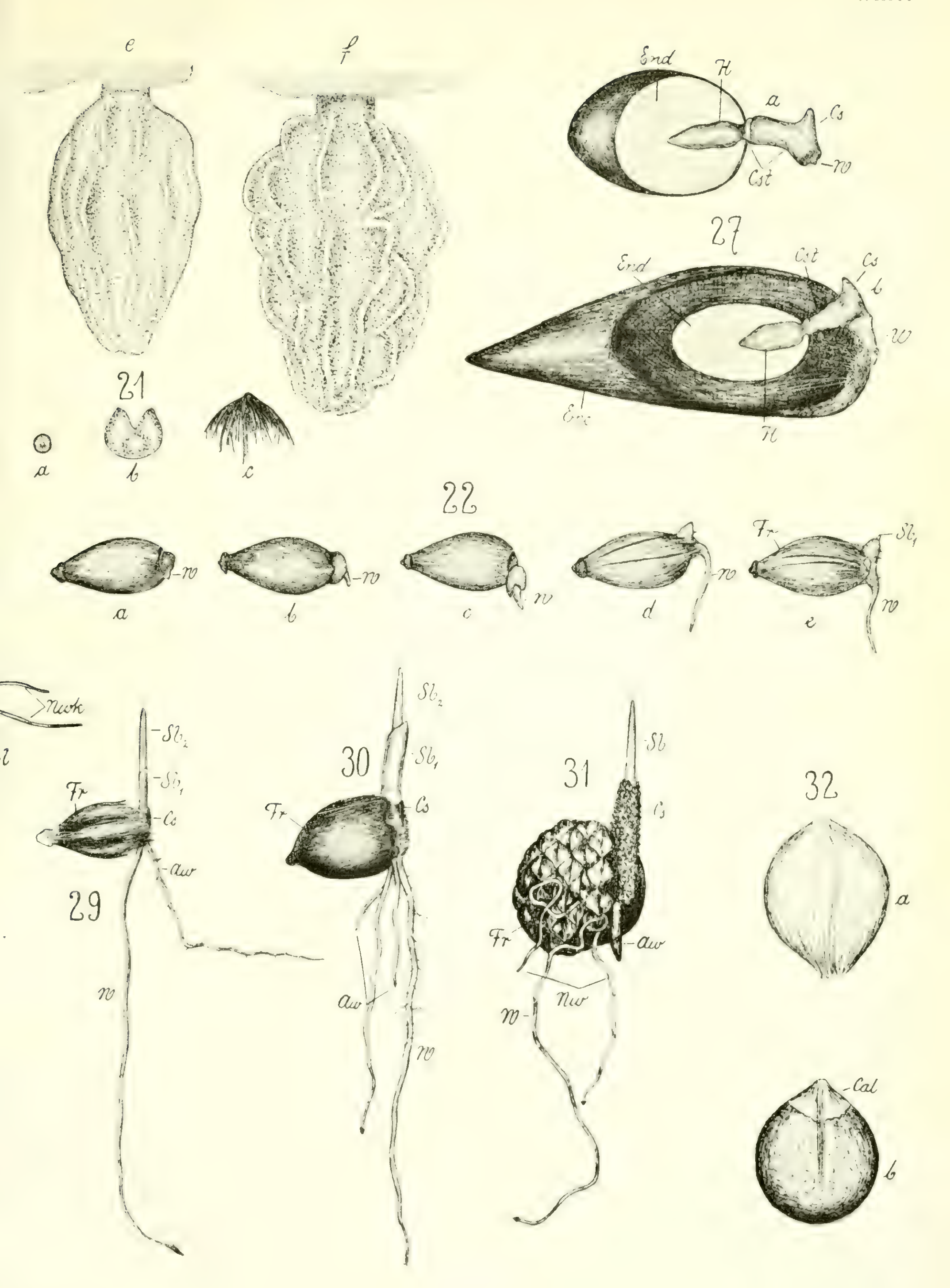
Fig. 32. *Calyptrocalyx spicatus* Bl. $^1/_1$. *a* = Frucht ohne Exokarp; *b* = Frucht ohne Mesokarp, die Kappe (*cal.*), welche den Embryo bedeckt, ist sichtbar.

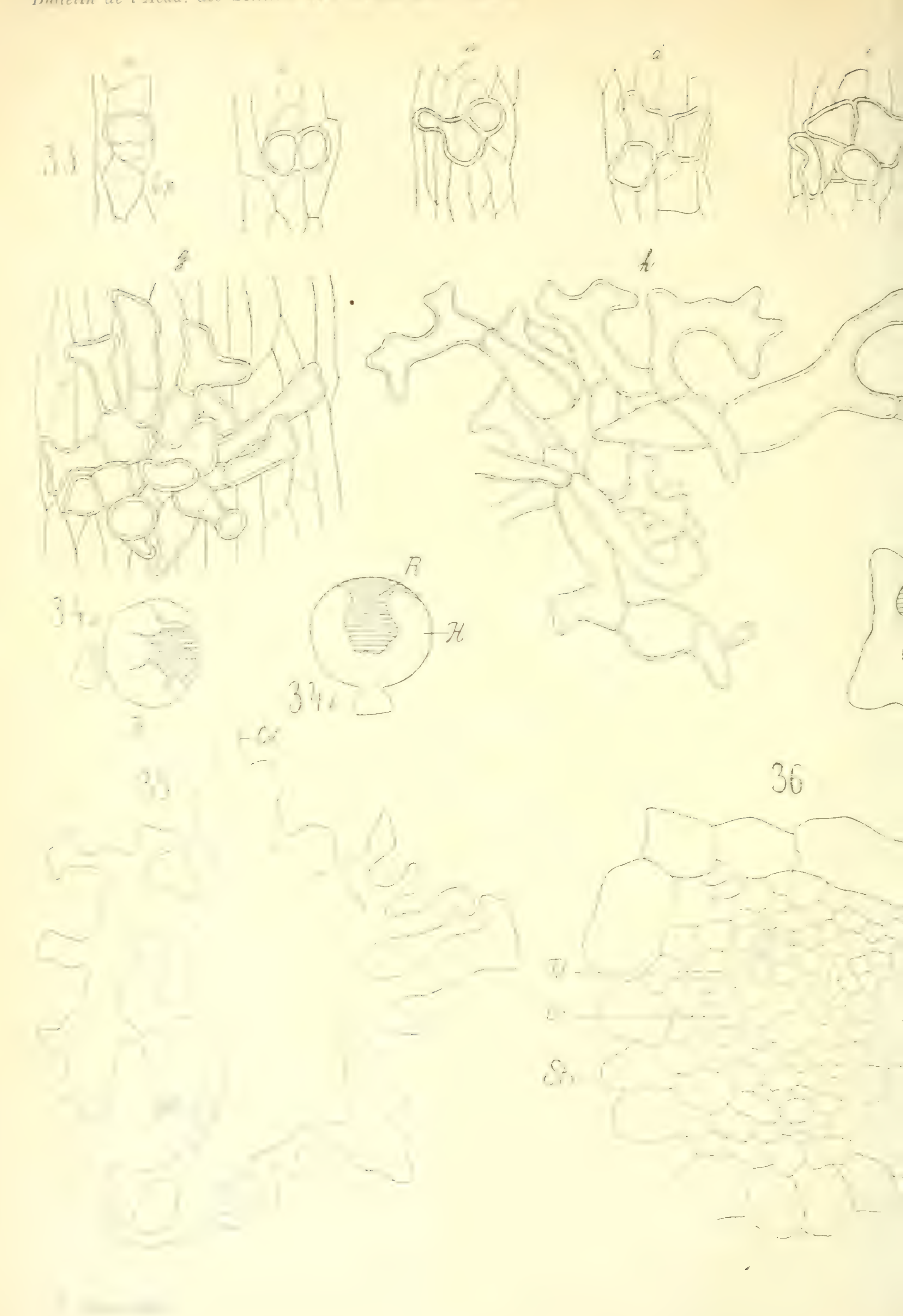
Tafel LIV.

Fig. 33. *Orania regalis* Zipp. Vergr. 270. Vielzellige Haare, die in der Knospe das erste Blatt bedecken; *a*—*h* = Entwicklungstadien derselben; *Ep* = Epidermis.

Fig. 34a u. b. *Livistona Hoogendorpii*. Vergr. 1·6. Das Haustorium (*H*) eine dicke Samenhautwucherung (*R*) umhüllend.


18
19
20
23
24
25
26
28
R
End
Fr
Spz
Cst
Cs
Sb
Sb₂
Sb₁
Nwk
Kl
H
D
B
Gfb
Erc


e
f
End
H
a
Cs
w
Cst
27
End
Cst
Cs
b
W
Em
H
21
a
b
c
22
a
b
c
d
e
w
Fr
Sb1
nwk
Sb2
Sb1
Cs
Fr
aw
29
w
30
Sb2
Sb1
Cs
Fr
aw
w
31
Sb
Cs
Fr
aw
nw
w
32
a
Cal
b


33
R
H
34
36
St


40
n
S
37
Fu
Gfb
38
Cor
Kn
C
39
Gfb
Bd

Fi. 35. *Archontophoenix Alexandrae.* Vergr. 14·6. Haustorium infolge der Endospermrumination reich verzweigt (im Längsschnitt); *Gfb* = Gefäßbündel; *Cst* = Kotyledonarstiel.

Fig. 36. *Ptychococcus paradoxus.* Vergr. 270. Gefäßbündel des Haustoriums im Querschnitt; *Td* = Tracheiden; *Ca* = Kambiform; *Sts* = Stärkescheide, deren Parenchymzellen im tätigen Haustorium mit Stärkekörnern gefüllt sind.

Fig. 37. *Livistona altissima* Zoll. Vergr. 14·6. Kotyledonarstiel im Querschnitt; *Fu* = Furche auf der Oberseite des Stieles; *Gfb* = Gefäßbündel.

Fig. 38. *Ptychosperma Macarthurii.* Vergr. 270. Embryo im Querschnitt; *C* = Kotyledon; *Csp* = Kotyledonarspalte; *Kn* = Knospe.

Fig. 39. *Archontophoenix Alexandrae.* Vergr. 9·2. Ein Teil der Kotyledonarscheide ausgebreitet; *Gfb* = Gefäßbündel; *Bd* = Bastfaserstränge, die das mechanische Element der Kotyledonarscheide bilden.

Fig. 40. *Orania regalis.* Vergr. 270. Das verholzte Korkgewebe an der Trennungszone der Kotyledonarscheide und des Kotyledonarstieles, im Längsschnitt gezeichnet; *K* = Zellkern; *S* = Querwände. In manchen Zellen leben Pilze.

Tafel LV.

Fig. 41. *Orania regalis.* Vergr. 350. Der äußere Teil der Kotyledonarscheide im Querschnitt; *Ep* = Epidermis; *Sch* = die Schutzscheide, deren Zellen verdickte, etwas gewellte Wände zeigen; *St* = Stärkeparenchym.

Fig. 42. *Orania regalis.* Vergr. 350. Die mit weiten Öffnungen versehenen Spaltöffnungen des Kotyledonarstiels, von oben gesehen.

Fig. 43. *Orania regalis.* Vergr. 350. Querschnitt der äußeren Schichten der Primärwurzel; *Ep* = Epidermis; *Hp* = sklerenchymatische Hypodermiszellen; *Zs* = die Zellenschicht mit dünnen, gewellten Wänden; *Ri* = der mechanische Hohlzylinder.

Fig. 44. *Orania regalis.* Vergr. 350. Die Spaltöffnung des Kotyledonarstiels von der Seite gesehen.

Fig. 45. *Cocos comosa.* Vergr. 350. Primärwurzel im Querschnitt; *Ep* = Epidermis; *Hp* = Hypodermis; *Ri* = der mechanische Hohlzylinder; *a* = Wurzelparenchym ohne Stärke, die Hypodermzellen sind nur wenig verdickt; *b* = die Stärkekörner beginnen sich in den Parenchymzellen anzusammeln, die Wände der Hypodermzellen sind bedeutend dicker geworden; *c* = die Parenchymzellen sind voll Stärkekörner, Hypodermiszellen sind schon sklerenchymatisch ausgebildet.

Fig. 46. *Cocos comosa.* Vergr. 350. Die Oberfläche des Haustoriumhalses; *Ep* = Epidermiszellen mit dicken und verholzten Wänden; *Hp* = Hypodermis.

Fig. 47. *Cocos comosa.* Nat. Gr. Das Haustorium; *a* = die schraffierten Stellen entsprechen den Vertiefungen auf der Oberfläche des Haustoriums, welche durch das Vorhandensein der Leisten auf der Innenseite des Endokarps verursacht sind; *b* = am Querschnitt sind zwei große Falten sichtbar. *Cst* = ein Teil des Kotyledonarstiels.

Fig. 48. *Cocos comosa.* Vergr. 19. Die gewellte Oberfläche des Haustoriums; *Gfb* = Gefäßbündel.

Fig. 49. *Cocos comosa.* Vergr. 350. Querschnitt der Kotyledonarstielfurche; *Ep* = Epidermis; *cu* = Kutikula.

Fig. 50. *Pinanga ternatensis.* Vegr. 350. Epidermis der Primärwurzel im Querschnitt.

Fig. 51. *Pinanga Kuhlii.* Vergr. 350. Epidermis der Primärwurzel im Querschnitt.

Fig. 52. *Pinanga Kuhlii.* Vergr. 350. *Rph* = die Raphidenzellen der Wurzel; *a* = in der Primärwurzel sind deren Wände wenig verdickt; *b* = in der Adventivwurzel sind die Wände stark verdickt.

Fig. 53. *Ptychosperma elegans.* Vergr. 350. Gefäßbündel des unteren Teiles des Haustoriums im Querschnitt; *Fa* = verholzte Schutzscheide; *Ca* = Kambiform; *Td* = Tracheiden.

Tafel LVI.

Fig. 54. *Martinezia erosa.* Vergr. 350. Epidermis und Kutikula des Kotyledonarstieles im Querschnitt; *a* = an der Höhe der verbreiterten Endokarpöffnung ist die Kutikula glatt und dünn, die Epidermiswände gleichmäßig verdickt; *b* = an der Höhe der verengten Endokarpöffnung ist die Kutikula glatt und dünn, die Epidermiszellen gedrängt, ihre äußeren Wände am stärksten verdickt; *c* = da, wo der Kotyledonarstiel an das Endosperm tangiert, ist die Kutikula gewellt.

Fig. 55. *Oncosperma filamentosum.* Vergr. 350. Die Epidermiszellen des Haustoriums sind isodiametrisch, ihre Außenwände etwas konvex.

Fig. 56. *Oncosperma filamentosum.* Vergr. 350. *Cu* = Kutikula, *Ep* = Epidermis des Haustoriumhalses.

Fig. 57. *Ptychococcus paradoxus.* Vergr. 350. Epidermis des Haustoriums *a* = in dem unteren, *b* = in dem oberen Teil desselben.

Fig. 58. *Kentia Canterburyana.* Vergr. 350. Der äußere Teil der Wurzel im Querschnitt; *Ep* = Epidermis, die verdickten, geschichteten Membranen mancher Epidermiszellen bilden gegen das Zellinnere unregelmäßige Wucherungen; *Hp* = Hypodermiszellen mit dünnen und verholzten Wänden; *Ri* = der mechanische Hohlzylinder.

Fig. 59. *Livistona Hoogendorpii.* Vergr. 350. Epidermis der Primärwurzel im Querschnitt. Die dünnwandigen Epidermiszellen laufen vielfach in stumpfe und kurze oder dickwandige und verholzte Haare aus.

Fig. 60. *Livistona Hoogendorpii.* Vergr. 350. Eine Gruppe von emporgehobenen Spaltöffnungen in der Spaltöffnungszone.

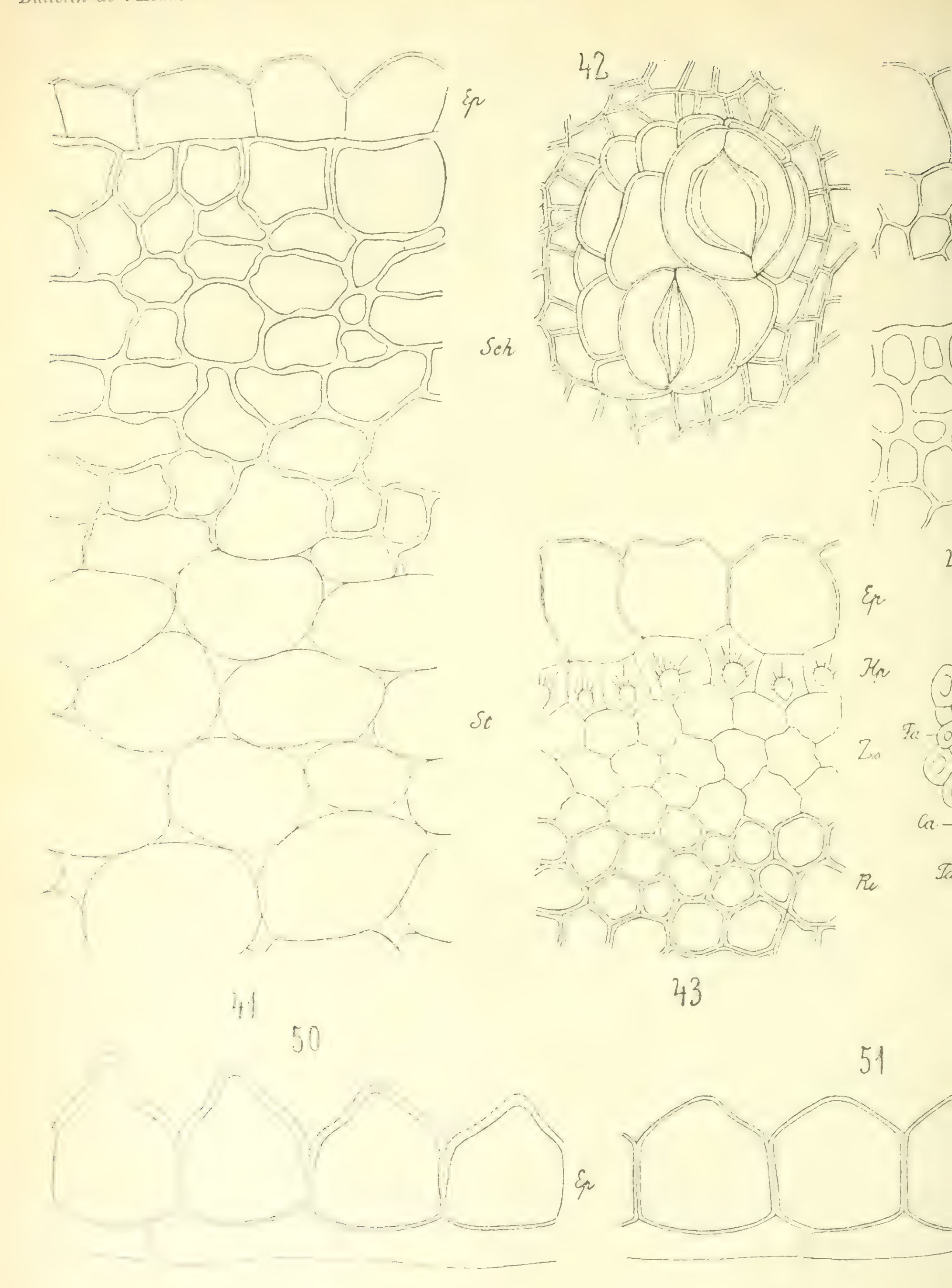
Fig. 61. *Livistona rotundifolia.* Vergr. 350. Äußere Zellschichten des Haustoriumhalses in der Höhe des Endokarps und der Testa; *Ep* = Epidermis, die Wände sind verholzt, größtenteils verdickt; *Hp* = Hypodermis aus verholzten, dick- oder dünnwandigen Zellen; *Sk* = die Sklerenchymschicht, dazwischen zerstreute Parenchymzellen.

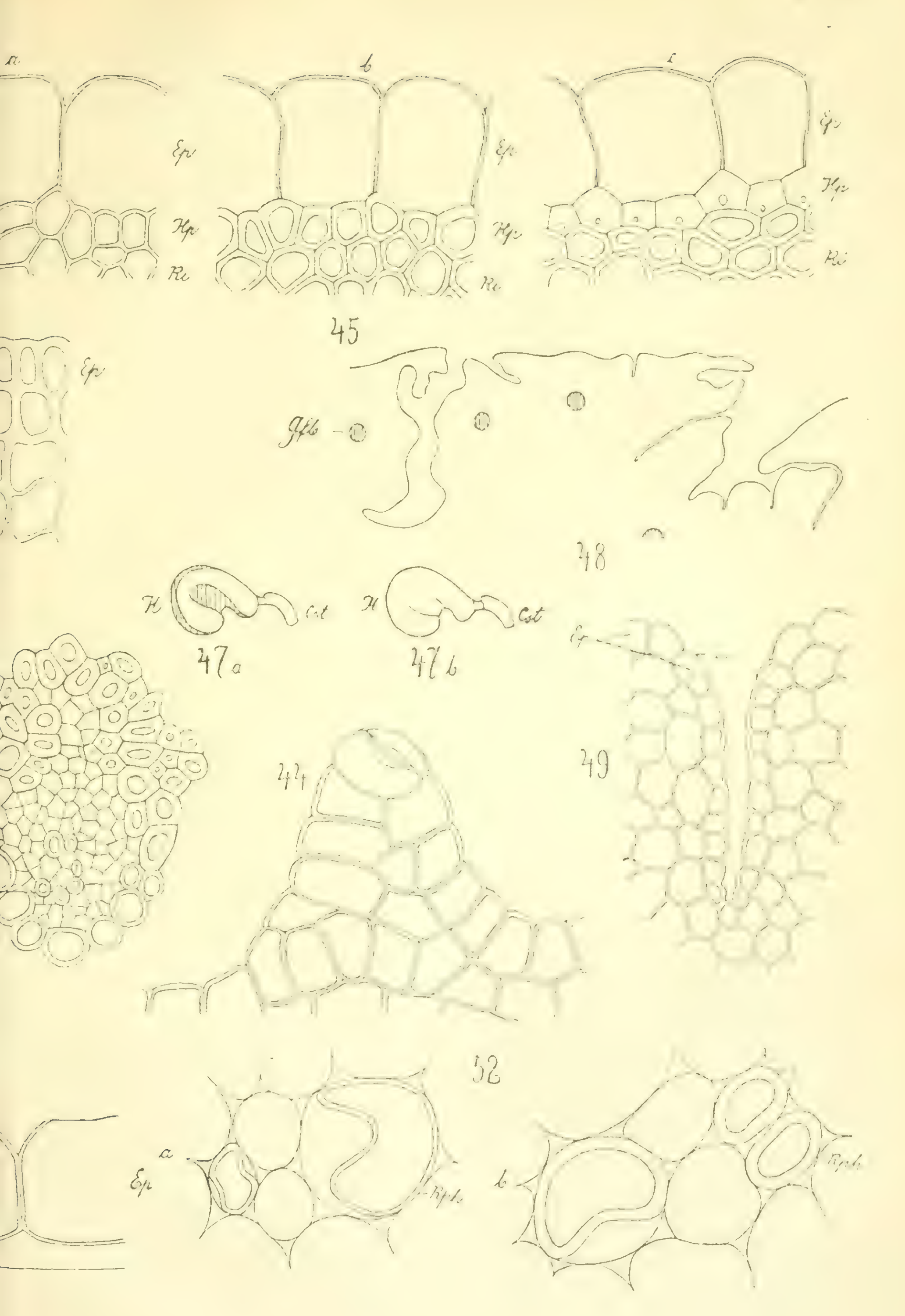
Fig. 62. *Cocos nucifera.* Vergr. 75. Sternparenchym des Haustoriums.

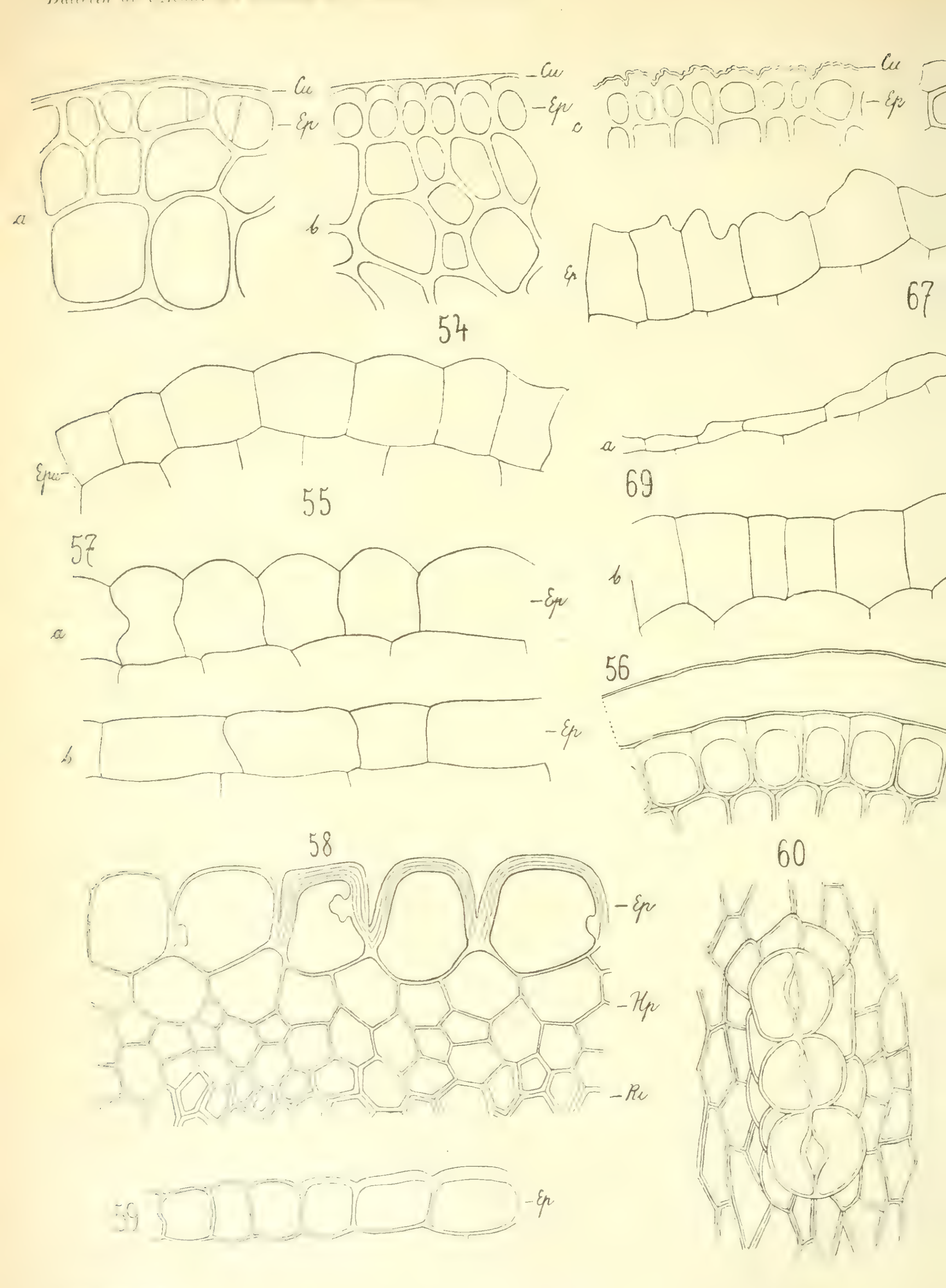
Fig. 63. *Cocos nucifera.* Vergr. 350. Die Spaltöffnung auf dem verdickten Teil des Kotyledons zwischen der Scheide und dem Stiel desselben; *Ep* = Epidermiszellen, sklerenchymatisch ausgebildet.

Fig. 64. *Korthalsia Junghuniana.* Vergr. 350. Epidermis des Haustoriums; ihre Zellen sind isodiametrisch und klein.

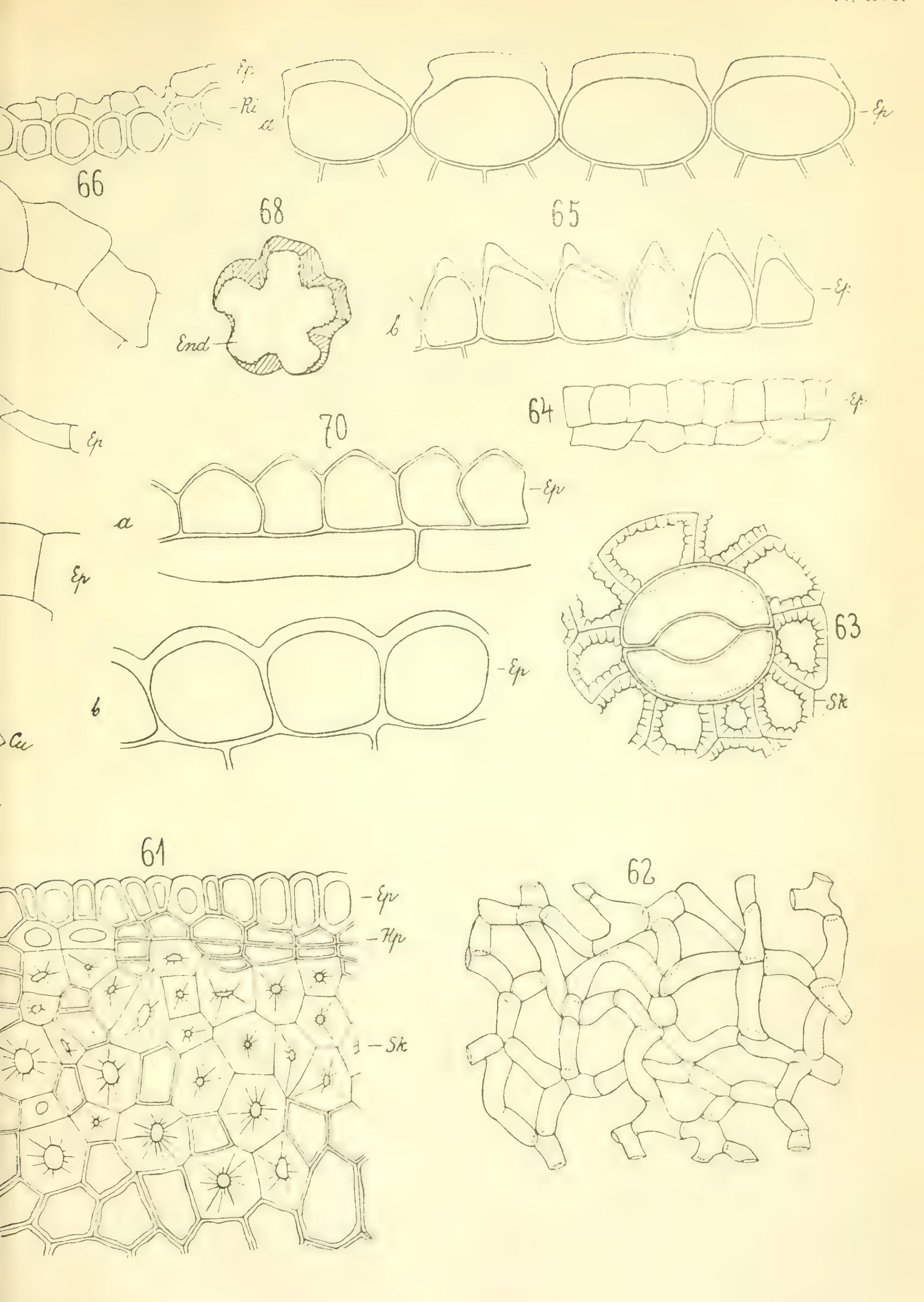
Fig. 65. *Daemonorops intermedius.* Vergr. 350. Epidermis der Adventivwur-


42
Ep
Sch
St
41
43
Ep
Hp
Zs
Ri
50
51
Ep


a
b
c
Ep
Hp
Re
45
Gfb
48
H
Cut
47a
47b
Ep
49
44
52
a
Ep
Rph
b
Rph


Cu
Ep
a
Cu
Ep
b
Cu
Ep
c
Ep
67
54
Epu
a
55
69
b
57
Ep
a
Ep
b
56
58
60
Ep
Hp
Rc
59
Ep

H. Zaruirska


Ep
Ri
a
Ep
66
68
65
End
b
Ep
64
Ep
70
Ep
Ep
a
Ep
Ep
b
63
Sk
Cu
61
62
Ep
Hp
Sk

zel, die Außenwände sind stark verdickt und dachförmig; *a* = Querschnitt; *b* = Längsschnitt.

Fig. 66. *Livistona altissima.* Vergr. 350. Äußere Zellschichten des Kotyledonarstieles; *Ep* = die Epidermiszellen mit gewellten Außenwänden; *Ri* = der mechanische Hohlzylinder.

Fig. 67. *Oreodoxa regia.* Vergr. 350. Die Epidermiszellen des Haustoriums mit gefalteten Außenwänden.

Fig. 68. *Ptychococcus paradoxus.* Vergr. 350. Querschnitt durch den Samen mit unmerklicher Rumination; *End* = Endosperm.

Fig. 69. *Ptychosperma Macarthuri.* Verg. 667. *a* = Die Epidermiszellen des fertigen Haustoriums sind sehr klein und flach; *b* = die Epidermiszellen des künftigen Haustoriums auf dem ruhenden Embryo.

Fig. 70. *Dictyosperma album.* Vergr. 350. *a* = dünnwandige Epidermiszellen der Primärwurzel; *b* = dickwandige Epidermiszellen der Adventivwurzel.

Doświadczenia nad regeneracyą u gąsienic i u motyli dojrzałych. (Doniesienie tymczasowe). — *Regenerationsversuche an Fühlern, Augen, Mundwerkzeugen und Körperwarzen der Schmetterlingsraupen und Imagines.* (Vorläufige Mitteilung).

Note

de M. **STEFAN KOPEĆ,**

présentée par M. M. Siedlecki m. c. dans la séance du 14 Octobre 1912.

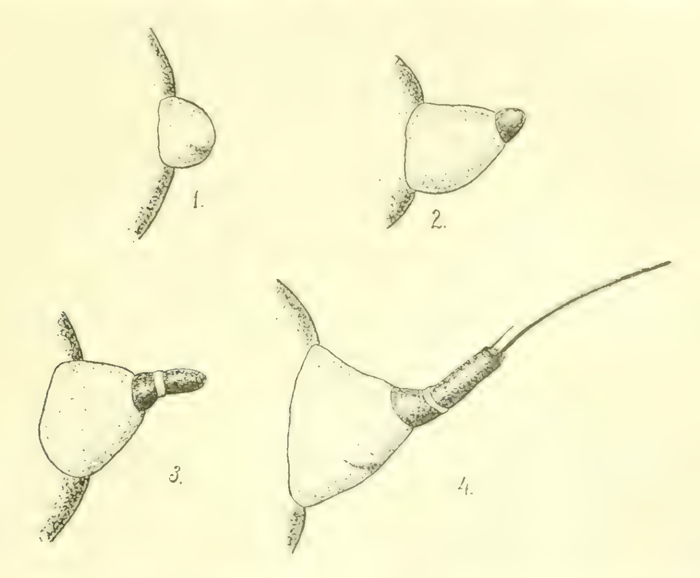
(Planche LVII).

Wenige Organe der Schmetterlingsraupen sind bis jetzt in bezug auf ihr Regenerationsvermögen untersucht worden. Die von Newport, Mélise, Gadeau de Kerville, Chapman, Brindley, Verson, Kellogg u. a. an verschiedenen Raupen ausgeführten Experimente stellten nur das Regenerationsvermögen der Extremitäten fest. Erst Kellogg und Megušar nahmen Untersuchungen über die Regenerationsfähigkeit des Kaudalhornes der Seidenspinnerraupen vor, aber nur der letztgenannte Verfasser gelangte zu positiven Resultaten. Endlich erhielten Meisenheimer und Ubisch bei dem Schwammspinner Regenerate der Flügelanlagen. (An Schmetterlingspuppen hat Hirschler im Gegensatz zu den Untersuchungen von Crampton und Tornier Regenerationsprozesse nach der Entfernung des vorderen oder des hinteren Körperteiles beschrieben).

Ich habe meine Regenerationsversuche an Schmetterlingsraupen ausgeführt, um die Regenerationsfähigkeit anderer Organe als die bis jetzt untersuchten zu erforschen, dabei aber hoffte ich, auf diesem Wege die Frage zu lösen, ob bei den Schmetterlingsraupen die histologisch weniger differenzierten Organe vollständiger und häufiger regenerieren als diejenigen, welche mehr differenziert erscheinen.

Zu meinen Experimenten verwendete ich Raupen des Schwammspinners (*Lymantria dispar* L.) und untersuchte das Regenerationsvermögen der Fühler, Augen, Mundwerkzeuge, sowie auch einiger Vorder- und Hinterleibswarzen. In dieser vorläufigen Mitteilung möchte ich lediglich über meine wichtigsten makroskopischen Befunde kurz berichten, dagegen sollen die histologischen Details erst in einer ausführlicheren Arbeit berücksichtigt werden.

Regeneration der Antennen. Den Raupen wurden ihre Antennen gänzlich, nebst dem die Insertionsstelle umgebenden Gewebe, mittels einer feinen Pinzette exstirpiert, und zwar wurde die



Operation frühestens nach der zweiten Häutung vorgenommen. Auf diese Weise entfernte ich gleichzeitig mit den Raupenfühlern auch die in der Basalzone ihrer Grundkegel liegenden Anlagen der Imaginalorgane. Behufs leichteren Vergleiches eventueller Regenerate mit normalen Fühlern operierte ich die Raupen immer nur an einer Kopfseite.

Die operierten Exemplare wiesen nach erfolgter Häutung an der Stelle des entfernten Organes bloß ein glattes, hellfarbiges Chitin auf; dasselbe war manchmal hügelartig gewölbt und deswegen erinnerte diese Bildung an den Basalkegel der normalen Antenne (Textfig. 1). Erst nach zweitnächster Häutung trat beinahe immer ein deutliches Antennenregenerat auf. Dieses bestand in der

Regel außer einem hellen Basalkegel noch aus einem Gliede (Textfig. 2), welches mehr spitzig oder kolbenförmig, zuweilen bizarr ausgebildet war und dessen Chitin dunkel gefärbt erschien. In einigen Fällen waren die Regenerate noch vollkommener, indem sie außer dem Basalkegel noch zwei weitere dunkelfärbige Glieder aufwiesen (Textfig. 3), welche wie bei normalen Antennen (Textfig. 4) durch einen feinen, helleren Chitinring voneinander getrennt waren; in diesen Fällen unterschieden sich die regenerierten Organe von den normalen Fühlern nur durch Mangel der charakteristischen Endborsten. Die Herausdifferenzierung der regenerierenden Antennenglieder geht demnach in distaler Richtung vor sich. (Vgl. die Regenerate, Textfig. 1—3, mit normalem Fühler, Textfig. 4).

Nach der letzten, der fünften Häutung war in den meisten Fällen überhaupt keine weitere oder höchstens nur eine sehr unbedeutende Entwicklung des Regenerates zu bemerken. Bei den nach der zweiten Häutung operierten Tieren regenerierten die Antennen beinahe immer; so waren z. B. in einer Versuchskultur von 12 operierten Raupen an 10 Exemplaren Regenerate zu finden. Wird die Operation an älteren Tieren vorgenommen, so tritt die Erscheinung der Antennenregeneration seltener und weniger deutlich auf.

An den aus operierten Raupen stammenden Puppen findet man sehr oft Antennenregenerate von verschiedener, manchmal sogar ganz normaler Größe (Taf. LVII, Fig. 1—4). Außer den oft zutage tretenden Größenunterschieden sind diese Regenerate in morphologischer Hinsicht typisch ausgebildet und nur ausnahmsweise sind ihre Enden mehr abgerundet als bei den spitzigen, normalen Puppenfühlern.

Bei den aus solchen Puppen ausgeschlüpften Faltern treten deutlich regenerierte Antennen auf, die zuweilen an ihren Enden Unregelmäßigkeiten aufweisen. Die regenerierten Imaginalfühler sind manchmal sehr klein, manchmal dagegen erreichen sie sogar die Normallänge (Taf. LVII, Fig. 5—8). Andere manchmal auftretende Anomalien der Regenerate, so z. B. das ziemlich häufige Weißwerden der Fühlergeißel der Weibchen will ich erst in meiner definitiven Arbeit näher besprechen.

Nähere Untersuchung einer größeren Anzahl dieser Versuchskulturen hat nachgewiesen, daß der Grad der Ausbildung der regenerierten Fühler bei den Imagines von der Größe des Zeitraumes

zwischen der Operation und dem Ausschlüpfen des Falters abhängig ist. Die Regenerate treten nämlich um so häufiger auf und sind umso vollständiger, auf je früherem Raupenstadium die Operation ausgeführt wurde. (Selbstverständlich kommen hier auch gewisse, obgleich unbedeutende, individuelle Schwankungen in Betracht). Es scheint somit der eigentliche Regenerationsprozeß darin zu bestehen, daß die Anlagen der Organe während des Raupenlebens wiederhergestellt werden; während der Verpuppung gehen die bereits fertigen Anlagen, analog wie bei der normalen Entwicklung, von den Raupen in die Puppen über, um dort bloß eine weitere morphologische und histologische, den metamorphotischen Prozessen entsprechende Differenzierung zu erleiden.

Von großer Bedeutung war es, experimentell festzustellen, ob während der Operationen gleichzeitig mit den Larvalfühlern auch die entsprechenden Imaginalscheiben, welche nach den Untersuchungen Verson's in der Basalzone des Grundkegels der Larvalorgane liegen, entfernt wurden, da bloß unter dieser Bedingung die an der operierten Kopfseite entwickelten Antennen als echte Regenerate betrachtet werden könnten. Nun hat es sich herausgestellt, daß bei den Faltern, bei deren Raupen nach der letzten Häutung die Larvalfühler total exstirpiert wurden, die Imaginalantennen in der Regel gänzlich fehlten und nur ausnahmsweise als ganz kleine Gebilde entwickelt waren. Wurden aber im analogen Stadium die Larvalfühler in der Weise entfernt, daß der weitaus größte Teil ihres Grundkegels intakt zurückblieb, so waren bei allen Imagines die Fühler vollständig normal ausgebildet. Es folgt daraus, daß der regelmäßig auftretende Mangel der Imaginalantennen bei den Faltern, bei deren Raupen die Fühler nach der letzten Häutung total exstirpiert wurden, tatsächlich von der gleichzeitigen Entfernung der Imaginalscheiben abhängig ist. Allem Anscheine nach können die Imaginalfühler in diesen Fällen deswegen nicht mehr regenerieren, weil die Operation zu spät, und zwar im letzten Raupenstadium ausgeführt worden ist. Werden aber junge Raupen operiert, so finden die betreffenden Gewebe zur Regeneration noch Zeit, bezw. Kraft genug; die an der operierten Kopfseite entwickelten Fühler erscheinen somit als wirkliche Regenerate.

Regeneration der Augen. Zwecks Untersuchung des Regenerationsvermögens der Larval- und Imaginalaugen schnitt ich den Larven nach der ersten oder zweiten Häutung mit feiner

Schere denjenigen Teil der einen Kopfhemisphäre ab, an welchem sich die Raupenocelli befanden. Die entfernte Stelle entsprach demjenigen Teile des Falterkopfes, an dem sich die definitiven Augen entwickeln.

Obwohl die Operation an so jungen Raupen vorgenommen wurde, traten bei ihnen selbst nach der letzten Häutung keine, wenigstens keine makroskopisch sichtbaren Ocelli auf. Der abgeschnittene Teil der Kopfhemisphäre wuchs zwar neu heran, jedoch war er stets mit ganz glattem Chitin bedeckt, ohne jegliche Spur von Raupenaugen.

An einigen aus solchen Larven entwickelten Faltern konnte ich dagegen deutlich regenerierte definitive Augen feststellen. In diesen Fällen waren auch bei den Puppen die entsprechenden Chitinteile sichtbar. Nur in einem einzigen Falle war das Regenerat an Größe beinahe dem normalen Auge gleich; in den übrigen Fällen dagegen erreichten die regenerierten Augen ungefähr die Hälfte der normalen Größe. Überhaupt trat die Regeneration der Imaginalaugen sehr selten auf.

Regeneration der Mundwerkzeuge. Die beiden Raupenmaxillen des ersten Paares und die zwischen ihnen liegende, durch Zusammenwachsen des zweiten Maxillenpaares entstehende Unterlippe (Labium) fließen an ihren Wurzeln zu einer Basalplatte zusammen. Die Entfernung dieser Mundwerkzeuge führte ich in dieser Weise aus, daß ich mit einem scharfen Scherenschnitt die beiden Maxillen mit der Unterlippe samt einem großen Teile der Basalplatte abtrennte. Ich operierte die Tiere frühestens nach der zweiten Raupenhäutung.

Nach der nächsten Häutung war die Wunde mit hellem, weichem Chitin bedeckt, welches nur selten und nur ganz unbedeutende Erhebungen aufwies. An der so vernarbten Stelle fand ich erst nach den späteren Häutungen drei deutliche Höcker. Die Seitenhöcker sind als recht unvollständige Regenerate des ersten Paares der Maxillen zu betrachten, während der mittlere Höcker dem Labium entspricht.

Bei den entsprechenden Faltern kommt niemals eine Spur von Labialpalpen vor. Diese Organe regenerieren demnach nicht. (Der Schmetterlingsrüssel, welcher bei diesen Tieren den Maxillen des ersten Paares entspricht, ist auch bei normalen Lymantriiden rückgebildet).

Die Larven, an welchen ich die Mandibeln entfernt hatte, gingen sämtlich bald nach der nächsten Häutung ein, was die Untersuchung der Regenerationsfähigkeit dieser Organe unmöglich machte. Der mittels einer Pinzette, samt großen Mengen der benachbarten Gewebe ausgerissene Epipharynx regeneriert nicht, dagegen wird das Larvallabrum schon nach der ersten auf die Operation folgenden Häutung in ausgeprägter Weise wiedergebildet. Das definitive Labrum und der Epipharynx sind auch in Normalbedingungen sehr schwach morphologisch ausgeprägt; deswegen ist es mir bis jetzt nicht gelungen, auf makroskopischem Wege festzustellen, ob die unbedeutenden, den Eingang in den Schlund von oben einschließenden Faltungen, bei den im Larvenstadium operierten Schmetterlingen wirkliche Regenerate dieser Organe darstellen.

Regeneration der Körperwarzen. Über meine an verschiedenen Körperwarzen der Raupen ausgeführten Regenerationsversuche will ich nur kurz bemerken, daß die dicht am Kopfe, auf dem ersten Thorakalsegmente liegenden wie auch die für die Liparidenlarven charakteristischen Trichterwarzen des sechsten und siebenten Abdominalringes regenerationsfähig sind. Die Entfernung eines zu großen Teiles des die Basis der Warzen umgebenden Gewebes verhindert jedoch das Zustandekommen der Regeneration dieser Gebilde.

Aus dem Vorstehenden geht hervor, daß die Schmetterlinge während des Raupenstadiums im allgemeinen ein sehr starkes Regenerationsvermögen der meisten ihrer Organe und der bereits in den Raupen angelegten Imaginalorgane besitzen.

Was die Frage anbelangt, ob die Regenerationsfähigkeit zu dem Grade der histologischen Differenzierung der betreffenden Organe in umgekehrtem Verhältnisse steht, so sprechen meine bisherigen Resultate dafür, daß eine derartige Wechselbeziehung in der Tat besteht. Es regenerieren nämlich die stark differenzierten Raupenocelli gar nicht, im Gegensatz zu den wenig differenzierten Organen wie die Fühler, Maxillen, Unterlippe und Körperwarzen, welche ein großes Regenerationsvermögen besitzen. Die kompliziert gebauten Imaginalaugen, deren Anlagen bereits in Raupen entfernt wurden, regenerieren unvergleichlich seltener als die Imaginalfühler, welche zweifelsohne weniger stark differenzierte Organe darstellen.

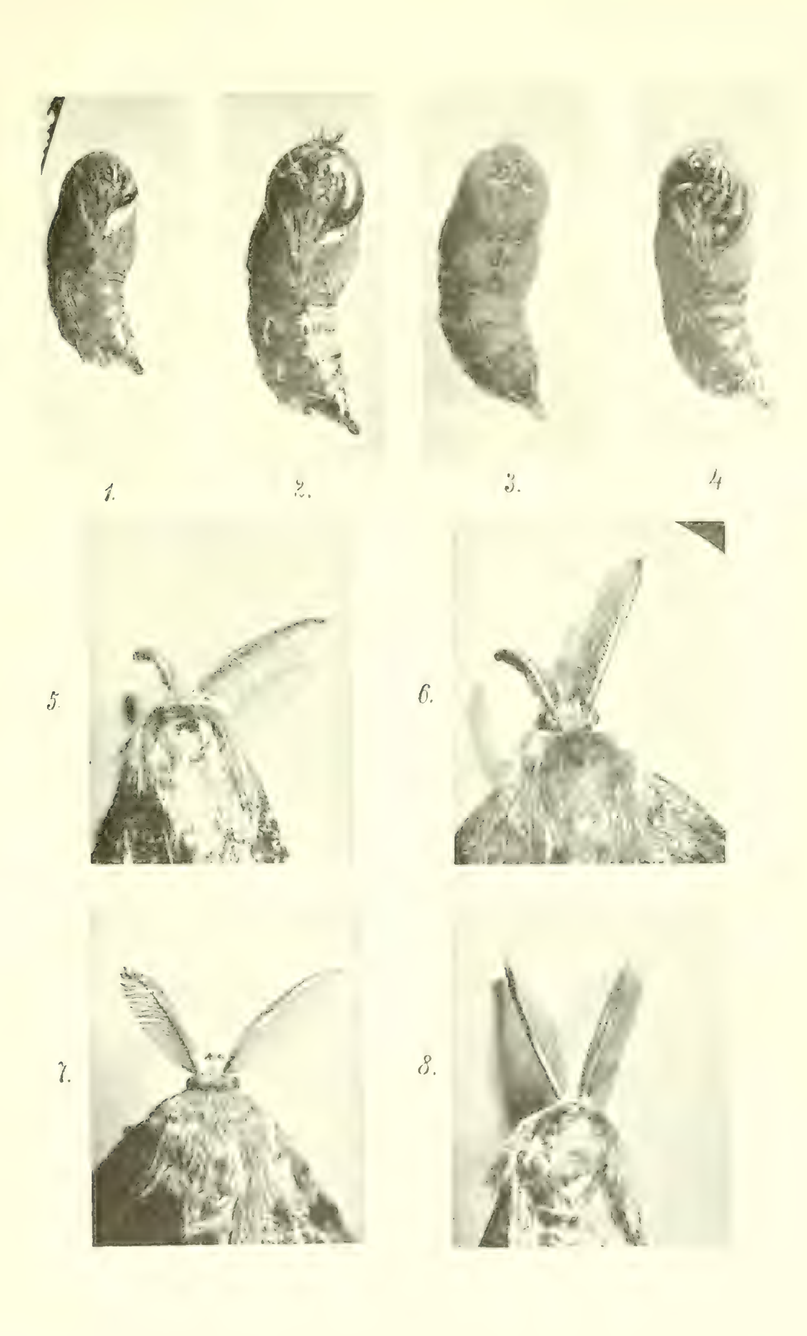
Das vollständige Ausbleiben der Regeneration bei den verhältnismäßig einfach gebauten Organen wie der Larvalepipharynx, welcher bei den Raupen nicht regeneriert, und die imaginalen Labialpalpen, welche bei den in frühen Raupenstadien operierten Faltern sich nicht wiederbilden, kann durch die Operationsweise erklärt werden. Ich betone, daß in diesen Fällen samt den entfernten Organen besonders viel von den benachbarten Geweben exstirpiert wurde, was wahrscheinlich das Auftreten von Regeneraten ausschließt. Ich hoffe, daß eine histologische Untersuchung des betreffenden Materials mehr Licht auf diese Frage werfen wird.

Meine Experimente wurden im Zoologischen Institut der Jagellonischen Universität zu Krakau ausgeführt; Herrn Prof. M. Siedlecki spreche ich für das freundliche Entgegenkommen meinen verbindlichsten Dank aus.

Tafelerklärung.

Fig. 1—4. Männliche, aus solchen Raupen stammende Puppen, deren linker Larvalfühler samt der Imaginalscheibe nach der dritten Häutung exstirpiert wurde. Die linken Puppenfühler in verschiedenem Grade wiedergebildet.

Fig. 5—8. Aus analogen Raupen entwickelte Falter, mit in verschiedenem Grade regenerierten linken Fühlern.



S. Kopeć.

O florze dryasowej z pod Krystynopola. — Eine Dryas-Flora bei Krystynopol in Galizien.

Mémoire

de M. **WŁ. SZAFER,**

présenté par M. M. Raciborski m. c. dans la séance du 14 Octobre 1912.

(Planche LVIII).

Bei der Gelegenheit meiner geobotanischen Untersuchungen im Bezirke Sokal (Nordostecke Galiziens), die ich im Auftrage des Gräflich-Dzieduszycki'schen Naturhistorischen Museums im Jahre 1911 unternommen habe, traf ich auf eine gut erhaltene altdiluviale Flora, worüber ich im Mai d. J. in einer vorläufigen Mitteilung berichtet habe [1]). Die Arbeit, die ich jetzt veröffentliche, ist die angekündigte Bearbeitung der diluvialen Pflanzenreste des Glazialtons von Krystynopol.

Für die mir freundschaftlich geleistete Hilfe durch die Bestimmung der Moose bin ich dem Herrn A. J. Żmuda, Assistenten in Krakau zu großem Dank verpflichtet. Auch Frl. Dr. J. Wołoszyńska will ich an dieser Stelle für die Bestimmung der Algen und dem Herrn Privatdoz. Dr. J. Nowak für seine liebenswürdige Hilfe bei der Anfertigung von photographischen Bildern meinen besten Dank aussprechen.

I.

Krystynopol liegt auf einer diluvialen Lehmterrasse, die etwa um 60 m niedriger ist als die Sokaler Lößterrasse. Das gegenseitige Lagerungsverhältnis der genannten zwei Terrassen will ich an der

[1]) W. Szafer: „Tymczasowa wiadomość o znalezieniu flory staro-dyluwialnej na Wołyniu". (Über eine altdiluviale Flora von Krystynopol in Galizien). „Kosmos". Lwów 1911. S. 337 u. 338.

Stelle nicht näher behandeln, weil dies vom geologischen Standpunkte aus in der Arbeit von Prof. M. Łomnicki[1]) bereits geschehen ist. Mit der Bearbeitung der morphologisch-genetischen Verhältnisse des dortigen Diluviums ist gegenwärtig Herr Dr. J.

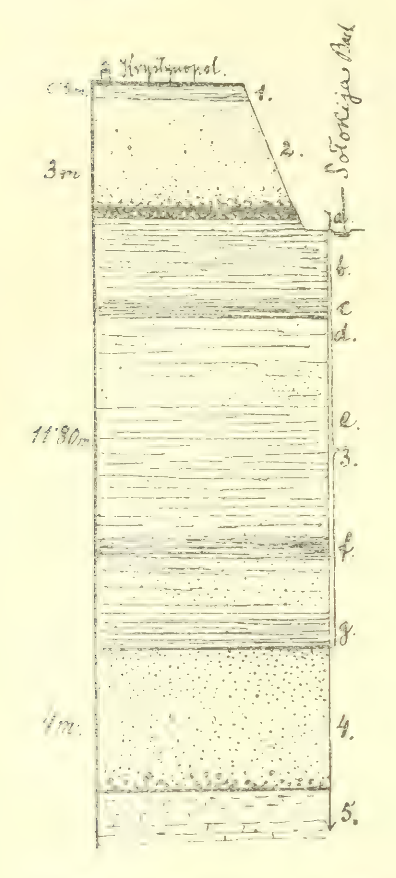


Fig. 1.

Geologischer Aufbau der diluvialen Terrasse von Krystynopol. (0·5 cm = 1 m).

1. Diluvialer Lehm, deutlich geschichtet, mit: *Helix hispida*, *H. tenuilabris*, *Pupa muscorum*, *Succinea oblonga*, *Limnaea palustris*, *Planorbis marginatus*, *P. rotundatus*.

2. Fluvio-glazialer Sand und Schotter mit nordischem Material.

3. Bläulicher, glazialer Ton, etwas sandig, von den Schichten des pflanzlichen Detritus „gebändert", mit *Pupa columella*, *Helix tenuilabris*. (Näheres darüber im Texte).

4. Sand und Schotter von lokaler Herkunft; nordisches Material ist nicht nachgewiesen worden. Wahrscheinlich präglazial.

5. Senoner Kreidemergel.

Nowak beschäftigt; er beabsichtigt, die Resultate in nächster Zeit zu veröffentlichen. Mithin will ich mich an dieser Stelle nur auf eine ganz kurze Beschreibung des diluvialen Profils der Krystynopoler Terrasse beschränken.

In der Textfig. 1 ist die Beschaffenheit und Aufeinanderfolge der geologischen Schichten, welche die diluviale Terrasse von Kry-

[1]) A. M. Łomnicki. Atlas geologiczny Galicyi (Geologischer Atlas von Galizien), Heft IX, 1898.

stynopol zusammensetzen, etwas schematisch dargestellt. Bis zur Tiefe von 3·50 m hinab ist die Lagerungsweise der Schichten an dem Steilufer des Sołokija-Baches ohne weiteres sichtbar. Die weiteren Komponenten der Terrasse sind durch eine Bohrung erschlossen worden, die 15 cm im Durchmesser betrug und in eine Tiefe von 18 m unter den Wasserspiegel des Sołokija-Baches führte. Die Kosten dieser Bohrung wurden von dem Polnischen Naturhistorischen Kopernikus-Vereine in Lemberg bestritten, wofür ich der Leitung desselben meinen ergebensten Dank aussprechen muß.

Da zu einem besseren Verständnis und zur Erklärung des oben skizzierten Profils die nähere Kenntnis der fossilen Pflanzenreste unbedingt nötig ist, so will ich — bevor ich zur Interpretation desselben schreite — hier eine Übersicht der fossil nachgewiesenen Pflanzenformen folgen lassen.

Genau wurden nur die Horizonte *a* und *b* des Glazialtons (3) untersucht, weil das Material leicht zugänglich war und in großer Menge untersucht werden konnte. Die tieferen Partien des Glazialtones sind mir nur in sehr lückenhafter Weise bekannt geworden, weil ich mich hier nur mit den spärlichen, vom Bohrer herausgeholten Proben begnügen mußte.

II. Beschreibung der fossilen Pflanzenreste.

1. Algen.

Algen wurden nur für den obersten *a*-Horizont des Glazialtons (3) nachgewiesen. Um eventuellen Irrtümern vorzubeugen, die so leicht bei unreinem fossilem Material unterlaufen können, wurden die Proben den mittleren Partien des Profils entnommen und die analysierten Ton-Partikelchen in destilliertem Wasser gehalten. Frl. Dr. J. Wołoszyńska, die die Güte hatte, die Proben zu untersuchen, fand nach verhältnismäßig kurzem Suchen folgende Algenformen.

Flagellatae.

Dinobryon Sertularia Ehrb. Lg. 35 μ (1 Ex.).

Diatomaceae.

Melosira crenulata (Ehr.) Kütz. Lt. 8—14 μ. Diese Form war ziemlich oft anzutreffen.

Ceratoneis Arcus Kütz. Lg 70—130 μ (4).

Odontidium hiemale (Lyngb.) Kütz. (5).

Navicula subcapitata Greg. Lg. 50 μ (1).
Amphora ovalis Kütz. (1).
Eunotia (Himantidium) Arcus Ehr.? Lg. 22 μ. (1).
Synedra sp. (1).
Cymbella sp. (1).

Cyanophyceae.

Es wurden einmal die Reste eines *Oscillatoria-* und eines *Anabaena*-Fadens konstatiert.

Characeae.

Die Früchtchen der Characeen, ziemlich mannigfaltig in Gestalt, Größe und äußerer Skulptur, waren in sehr großer Anzahl in dem obersten Horizonte des Glazialtons verbreitet. Obwohl es nicht möglich war, sie näher zu bestimmen, so läßt sich doch aus der Zahl und Mannigfaltigkeit der Formen entnehmen, daß diese Algengruppe eine sehr wichtige Rolle gespielt haben muß inmitten von Pflanzengesellschaften, deren fossile Reste uns in diesem Horizonte vorliegen.

2. Laubmoose [1])

(bearbeitet von A. J. Żmuda).

1. *Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnstorf.

Ein kleines Stengelchen, mit 5 Blättern versehen, höchst wahrscheinlich zu dieser Art gehörend.

Außenrinde am Stengel fehlend. Blätter sichelförmig einseitswendig, weder heraublaufend noch geöhrt, aus fast nicht verengter Basis eiförmig lanzettlich, in eine kurze, hohle, scharfe, zurückgebogene Spitze auslaufend, 2·5—3 mm lang, 1—1·5 mm breit, faltig, ganzrandig, gewöhnlich auf einer Seite eingebogen. Rippe ziemlich kräftig, am Grunde 0·05—0·08 mm breit, in die Pfrieme eintretend. Blattzellen prosenchymatisch, nur am Grunde fast parenchymatisch, alle eng linear und geschlängelt, 0·005—0·006 mm breit und 8 (12)—18-mal so lang als breit, gegen die Ränder enger und kürzer; Basalzellen rektangulär, mit verdickten Längswänden. Keine Blattflügelzellen.

Ein (kalkscheues?) Sumpfmoos, durch die Ebene und Bergre-

[1]) Alle hier beschriebenen Laubmoose sind dem *b*-Horizonte des Glazialtons (3) entnommen worden.

gion Europas, Nordasiens und Nordamerikas bis in die arktische Zone verbreitet, in der Tatra bis 890, in den Alpen bis 2300 m aufsteigend. Eines der häufigsten Laubmoose in den Torfmooren Westgaliziens (Jeziorki bei Chrzanów).

Limpricht, Laubm. III. 374. fig. 407. — Warnstorf, Brandenb. Laubm. 1017. — Roth. Europ. Laubm. II. Taf. LI, Fig. 1. — Paris, Index bryol. ed. 2, III. 106.

2. *Drepanocladus capillifolius* (Warnst.) Warnst.

Sehr viele, ganz sicher zu dieser Art gehörende, beästete Stengelchen von 3—6 cm Länge.

Stammblätter aufrecht oder schwach einseitswendig, aus etwas verengtem, kurzherablaufendem Grunde breit lanzettlich-pfriemenförmig, in eine lange Spitze ausgezogen, am Rande unmerklich gezähnt, 3—5 mm lang, 0·6—0·8 mm breit; Astblätter viel schmäler, aber dabei länger, bis 5—6 mm lang, mit einer sehr langen, haarförmigen Spitze. Rippe sehr kräftig, bis gegen die Spitze reichend, mit derselben endend oder, besonders in Astblättern, in eine sehr lange, glatte Granne auslaufend, am Grunde 0·08—0·12 mm breit. Blattzellen linear, dünnwandig, 0·006—0·008 mm breit, 8—18-mal so lang als breit, in der Pfrieme enger, rein prosenchymatisch, gegen den Blattgrund kürzer, breiter und fast parenchymatisch, an den etwas herablaufenden Blattflügeln eine große, bis gegen die Rippe reichende, gut begrenzte Gruppe erweiterter, länglich-ovaler, getüpfelter Zellen.

Seltenes, entschieden kalkholdes Laubmoos, das heute in der Ebene in Hypnumsümpfen in Gesellschaft von *Calliergon giganteum* und *Scorpidium scorpioides* zerstreut in Nordeuropa (am südlichsten in Schlesien, aus Galizien bisher unbekannt, ich sammelte es aber in den Waldsümpfen des „Suszeński las“ im Sokaler Kreise), Nordasien (Sibirien) und Nordamerika auftritt.

Warnstorf, Brand. Laubm. 1005. — Limpr., Laubm. III. 402. — Roth, Europ. Laubm. II. 557. Taf. L, Fig. 1. — Paris Index bryol. III. 39. — Szafer, Tymcz. wiad. Kosmos XXXVI. 337.

3. *Drepanocladus subaduncus* Warnstorf. (*Dr. aduncus* (L.) Warnstorf).

Einige Stengelchen, höchstwahrscheinlich zu dieser, vielleicht aber zu einer nächst verwandten Art (wegen der breiten Rippe viel-

leicht zu *Dr. Sendtneri* (Schp.) Wnstf.) gehörig, was aber aus Mangel an größerem Material sich nicht entscheiden läßt. — von 0·5—1·5 cm Länge, mit einseitig sichelförmig gekrümmten Sproßspitzen, dicht mit Blättern besetzt. Blätter mehr oder weniger sichelförmig, einseitswendig, aus wenig verengtem Grunde länglich lanzettlich, lang und pfriemenförmig zugespitzt, mit Längsfalten versehen, ganzrandig, 1·8—2·5 mm lang, 0·6—0·8 mm breit. Rippe bis in die Pfrieme eintretend, am Grunde 0·045—0·080 mm breit, über dem Grunde etwas breiter. Blattzellen englinear, 0·006—0·007 mm breit und 8—12-mal so lang als breit. Basalzellen mit verdickten, getüpfelten Wänden; an den Ecken eine kleine, konvexe, scharfabgesetzte, etwa $^1/_3$—$^1/_4$ der Blattbasisbreite einnehmende Gruppe erweiterter Zellen.

Es ist ein Sumpfmoos, das in Sumpfmooren, nassen Ausstichen, besonders in Waldsümpfen in der Ebene und Hügelregion Europas, ferner in Nordasien und Nordamerika verbreitet ist und bis zur Höhe von 1100 m angetroffen wird. Heute wächst es auch noch in der Gegend, wo ich es in einem „Pustynia" genannten Moore im 1910 Jahre sammelte. Für das Diluvium wird es auch von Weber als *Hypnum aduncum* angegeben.

Limpr. Laubm. III. 403. — Roth, Eur. Laubm. II. 558. Taf. LI, Fig. 6. — Paris, Index bryol. III. 2. — Weber l. c. 44.

4. *Calliergon giganteum* (Schimper) Kindberg.

Syn.: *C. Richardsoni* Żmuda (nicht Kindb.) in Kosmos XXXVI. 337.

Einige Blätter dieser Art, von fast 4 mm Länge und 1·8 mm Breite, sind wahrscheinlich alle Stengel- (Stamm-)blätter; aus etwas verengtem Grunde breit herzeiförmig bis herzeilänglich, an der stumpfen, kappenförmigen Spitze fast immer eingerissen, im oberen Teile einerseits schwach eingebogen, ganzrandig. Rippe ziemlich dünn, am Grunde 0·09 mm breit, in der Mitte des Blattes oft ungleich geschenkelt, ihr Nebenast bis $^2/_3$ des Blattes reichend, die Hauptrippe vor der Blattspitze schwindend, etwas länger als bei heutiger Pflanze, deshalb etwas an *Calliergon Richardsoni* Kindb. erinnernd. Zellnetz fast mit der der heutigen Art identisch; Laminazellen eng prosenchymatisch, linear, dünnwandig, in der Blattmitte 0·006—0·009 mm breit und 10—20-mal so lang, im oberen

Teile kürzer, gegen die Spitze etwa 7—10-mal so lang als breit, im unteren Teile am Rande viele Zellen fast parenchymatisch, an den stark ausgehöhlten Blattflügeln eine gut begrenzte, 3/4 der basalen Blatthälfte füllende Gruppe rektangulärer, sehr dünnwandiger, oft getüpfelter Zellen.

Kalkholdes Laubmoos; es wächst in tiefen Sümpfen der Tiefebene bis in die alpine Region (in den Alpen bis 2170 m, fehlt in der Tatra) in Europa, Nordamerika und arktischer Region (Amur, Jenissei) Asiens. Für die Glazialzeit wird es von Weber aus Lüneburger Mooren angegeben. Unsere Pflanze weicht etwas von der von Weber beschriebenen und abgebildeten durch größere Blätter und dünnere Rippe derselben ab, ist dagegen mit der heute in der Gegend wachsenden ganz identisch.

Limpr., Laubm. III. 552. Fig. 432. — Roth, Europ. Laubm. II. 573, Taf. LVII, Fig. 2. — Paris, Index bryol. III. 43. — Weber, Über eine frühdiluviale u. vorglaziale Flora bei Lüneburg, 44. Taf. IX, Fig. 61.

5. *Scorpidium scorpioides* (L.) Limpricht.

Eines der drei 0·4—0·9 cm langen Zweigchen dieses Mooses habe ich entblättert, um die Blätter genau studieren zu können. Die Stengelchen waren scheinbar flach beblättert, was man aber wahrscheinlich nur dem hohen Drucke zuschreiben muß; ihre Enden waren etwas verdickt und gekrümmt. Blätter dicht gedrängt, oft etwas einseitig sichelförmig gekrümmt, eiförmig länglich, am Rande verschiedenerweise, meistens nur einerseits eingebogen, 1·5—3·5 mm lang, 1·2—1·6 mm breit, kurz und stumpflich zugespitzt, ohne oder mit kurzer, dünner, doppelschenkeliger Rippe. Zellnetz hier viel besser als bei voriger Art erhalten. Laminazellen eng prosenchymatisch, linearwurmförmig, hie und da getüpfelt, 0·004—0·009 mm breit und 10—20-mal so lang als breit, an den Blatträndern enger und mehr prosenchymatisch, an der Blattbasis kürzer, dünnwandiger und mehr getüpfelt; in den Blattecken eine kleine, gut begrenzte Gruppe dickwandiger Zellen.

Kalkholdes, in tiefen (besonders kalkhaltigen) Mooren und in den Sümpfen von der Tiefebene bis in die höhere Region (in den Alpen bis 2000 m) (Tatra ausgenommen) in dem nördlichen Europa, Asien (Tschuktschenhalbinsel) und Nordamerika (Grönland usw.) verbreitetes Moos. Die Pflanze stimmt ganz bis auf die Einzelheiten mit

der heute in der Gegend wachsenden überein. (Sieh Bryoth. Polon. Nr. 98).

Limpr., Laubm. III. 571, Fig. 435. — Roth, Europ. Laubm. II. 663, Taf. LVIII, Fig. 2. — Paris, Index bryol. III. 88. — Żmuda, Bryotheca Polonica II. Nr. 98.

Außer diesen Arten befinden sich noch viele *Drepanocladus*-blätter, vielleicht noch zu anderen Arten gehörend, die größtenteils so zerstört und zerrissen sind, daß ihre Bestimmung nicht möglich ist. Akrokarpe Moose gibt es keine; es ist das wahrscheinlich die Folge eines wasser- und dabei kalkreichen Standortes.

Fast alle gefundenen Moose sind ausgesprochene Kalkpflanzen; die Unterlage der diluvialen Sümpfe war wirklich die Kreide, die auf die Entwicklung der sie bedeckenden Moosvegetation einen sehr hohen Einfluß üben und auf ihre Zusammensetzung selektiv wirken mußte. Sehr interessante Verhältnisse, welche als ein Relikt der Vergangenheit angesehen werden müssen, gibt es noch heute in der Gegend von Krystynopol in der Zusammensetzung der Moosformationen: am Rande des Moores sieht man Sand mit typischen Sandmoosformationen, einen Schritt weiter dominieren streng kalkholde Moosarten in der Pflanzendecke des Moores.

Alle oben angegebenen Moose gehören heute zu denjenigen, welche auf der nördlichen Hemisphäre den Nordpol mit einem breiten Gürtel umgeben, der wahrscheinlich erst in oder gleich nach der Eiszeit seine heutige Breite erreicht hat. Vor der Eiszeit waren diese Moose wahrscheinlich nur auf einem weit engeren Raume in der eigentlichen Arctis verbreitet, und erst in der Eiszeit ist die Südgrenze ihrer Verbreitung nach Süden verschoben worden. Nach Süden vorgedrungen, sind sie hier geblieben bis heute als ein wichtiger Bestandteil der Pflanzengenossenschaften der kalkhaltigen Moore, wo die Lebensbedingungen sich seit der Eiszeit nur wenig verändert haben müssen.

3. Blütenpflanzen.

Alnobetula viridis Salisb.

In dem obersten Horizonte des Glazialtons fand ich an einer Stelle mehrere (zirka 10), 5—15 cm lange und 0·5—2 cm dicke,

mit der Rinde erhaltene, ziemlich zusammengedrückte und weiche Aststücke, die augenscheinlich nach einem nicht zu lang dauernden Wassertransport an der Stelle liegen geblieben sind. Die erste anatomische Untersuchung der verhältnismäßig sehr gut erhaltenen Holzstücke zeigte, daß sie weder mit dem Holze von *Alnus* noch mit dem von *Betula* identisch sind, obwohl sie in manchen anatomischen Merkmalen gerade mit diesen Gattungen zu stimmen schienen. Auf den ersten Blick mußte man das Erlenholz wegen des Fehlens der für diese Holzart schon makroskopisch erkennbaren sog. „Scheinstrahlen" ausschließen. Von Birkenholz unterschieden sich die fossilen Holzstücke durch die in der Regel einschichtigen Markstrahlen.

Nun lag es nahe, die fraglichen Hölzer außer mit *Alnus* und *Betula* auch noch mit der Gattung *Alnobetula* hinsichtlich ihrer anatomischen Merkmale zu vergleichen. In der mir bekannten Literatur fand ich keine genauere Beschreibung der Holzanatomie der Grünerle. Die einzige diesbezügliche Angabe fand ich in dem Buche von T. Hartig: „Naturgeschichte der forstl. Kulturpflanzen" 1851, S. 373. Der Verfasser bemerkt: „Dem anatomischen Baue nach ist die Alpen-Eller eine echte Eller mit kleinen einlagrigen und zusammengesetzten großen Markstrahlen". Die hier angeführten Worte, sowie in noch höherem Grade die der Beschreibung beigefügte Zeichnung (a. a. O, Taf. 26, Fig. 2), wo gerade ein dicker, unechtzusammengesetzter Markstrahl gezeichnet ist, befremdeten mich nicht wenig, denn meine Befunde an den Hölzern von Krystynopol zeigten mir das Gegenteil davon. Es muß hier irgend eine Verwechslung vorliegen, denn bei Untersuchung eines größeren Materials von der Grünerle aus den Alpen [1]), aus den Ostkarpaten, sowie aus dem von A. Żmuda neu entdeckten Standorte in den Westkarpaten, am Nordfuße der Tatra [2]), habe ich niemals einen unecht zusammengesetzten Markstrahl angetroffen.

Die genauere Untersuchung der anatomischen Merkmale des Grünerlenholzes ergab, daß dasselbe auch hinsichtlich der übrigen anatomischen Einzelheiten anders beschaffen ist, als das der Schwarz-

[1]) Einen Teil des untersuchten Materials verdanke ich dem Herrn Prof. Dr. K. Wilhelm in Wien.

[2]) M. Raciborski: „Rośliny polskie", Kosmos XXXVI. 1911, Seite 1052, Nr. 830.

oder Grauerle. Es zeigte sich, daß die Holzstruktur der Grünerle eine auffallende Mittelstellung zwischen den Gattungen *Alnus* und *Betula* einnimmt und daß der Gattungsnamen *Alnobetula* deshalb vollständig gerechtfertigt erscheint.

Die wesentlichsten holzanatomischen Merkmale der Gattungen *Alnus*, *Alnobetula* und *Betula* stelle ich in nebenstehender Tabelle zusammen und berücksichtige hiebei auch die diluvialen Holzreste aus Krystynopol.

(Sieh Tab. Seite 1113).

Aus der Tabelle kann man ohne weiteres entnehmen:

1) daß nach den anatomischen Merkmalen des Holzes die Gattung *Alnobetula* sich von den verwandten Gattungen *Alnus* und *Betula* sicher trennen läßt.

2) daß die fossilen Holzstücke aus dem Glazialton von Krystynopol mit dem rezenten Grünerlenholze vollständig übereinstimmen.

Obwohl ich — wenigstens vorläufig — über keine anderen Beweise des Vorkommens der Grünerle im Diluvium von Krystynopol verfüge, als nur über die oben beschriebenen anatomischen Befunde, so zweifle ich dennoch an der Richtigkeit meiner Bestimmung nicht.

Betula nana L.

18 Blätter, eine Fruchtschuppe und ziemlich viele oft mit Spuren von glatter Rinde erhaltene Zweigchen, gefunden in den Horizonten: *a*, *b* und *g*.

Der Erhaltungszustand ist in den obersten *a*- und *b*-Schichten ein vorzüglicher, in den unteren *g*-Schichten sind die Blätter oft zerstört und brüchig. Fast alle Blätter sind auffallend klein, breiter als lang, stumpf, mit 2—3 (selten 4) Seitennerven und mit stumpfen Zähnen. Drei verschiedene Blatttypen sind in den Figuren 4, 5, 6 dargestellt. Die einzige Fruchtschuppe wurde in den tiefsten Schichten des Glazialtones gefunden; sie zeigt 3 fast gleich große Lappen (Fig. 3, Taf. LVIII) und ist nur 1·5 mm hoch.

Betula humilis Schrank? (Taf. LVIII, Fig. 7).

In dem untersten Horizonte des Glaziallehms (*g*) fand sich eine Fruchtschuppe, die mit der von *Betula humilis* am ehesten zu stimmen scheint. Sie ist 2 mm hoch, der Mittellappen ist bedeu-

Alnus	*Alnobetula*	Diluviale Holzstücke aus Krystynopol	*Betula*
Gefäße teils einzeln, teils zu mehreren (2—6) radial angeordnet,	Gefäße teils einzeln, teils zu mehreren (2—6) radial angeordnet,	Gefäße teils einzeln, teils zu mehreren (2—6) radial angeordnet,	Gefäße teils einzeln, teils zu 2—3 radial angeordnet,
0·02 bis 0·09 mm weit, mit leiterförmig durchbrochenen Gliedern; diese an ihren Enden mit je 12—25, 1—1·5 μ dicken, meist 4—5 μ voneinander entfernten Sprossen.	0·01 bis 0·08 mm weit, mit leiterförmig durchbrochenen Gliedern; diese an ihren Enden mit je 20—35, 0·7—1 μ dicken, 1·5—3·5 μ voneinander entfernten Sprossen.	0·01 bis 0·08 mm weit, mit leiterförmig durchbrochenen Gliedern, diese an ihren Enden mit je 16—30, zirka 1 μ dicken, 2—4 μ voneinander entfernten Sprossen.	0·03 bis 0·13 mm weit, mit leiterförmig durchbrochenen Gliedern, diese an ihren Enden mit je 10—20 (—22), 1·5—2·5 (—3) μ dicken, meist 5—6 μ voneinander entfernten Sprossen.
Längswände der Gefäßglieder von etwa 5—6 μ breiten und 4 μ hohen Hoftüpfeln bedeckt.	Längswände der Gefäßglieder von etwa 3—5 μ breiten und 3 μ hohen Hoftüpfeln bedeckt.	Längswände der Gefäßglieder von etwa 3—5 μ breiten und 3 μ hohen Hoftüpfeln bedeckt.	Längswände der Gefäßglieder von etwa 2—3 μ breiten Hoftüpfeln dicht bedeckt.
Markstrahlen einschichtig, nur in den sogen. „Scheinstrahlen" mehrschichtig und hier nicht selten miteinander verschmelzend, bis über 30 Zellen (0·45 mm) hoch. Markstrahlzellen bis 20 μ hoch.	Markstrahlen größtenteils einschichtig oder (seltener) 2-schichtig, niemals 3—4-schichtig, keine „Scheinstrahlen" bildend, bis über 0·4 mm hoch. Markstrahlzellen derbwandig, bis über 20 μ hoch.	Markstrahlen einschichtig, sehr selten zweischichtig, niemals 3—4-schichtig, keine „Scheinstrahlen" bildend, bis über 0·4 mm hoch. Markstrahlzellen bis über 20 μ hoch.	Markstrahlen 1- bis 4-schichtig, meist schlank spindelförmig, bis gegen 0·4 mm hoch. Keine „Scheinstrahlen". Markstrahlzellen dickwandig, bis 15 μ hoch und oft nur 2·8 μ breit.
Markstrahlzellen mit gelbrotem Inhalt.	Markstrahlzellen oft mit gelbrotem Inhalt.	In den Markstrahlzellen Spuren eines gelbroten Inhalts.	Markstrahlzellen ohne gelbroten Inhalt.

tend größer als die zwei Seitenlappen. Leider wurden keine Blätter gefunden, die die Richtigkeit der Bestimmung bestätigen könnten [1]).

Die Gattung: Salix.

Die überwiegende Zahl der Blätter, die in allen Schichten des Glaziallehms gefunden wurden, gehört zu dieser Gattung. Auffallend ist es, daß alle Blätter ausnahmslos zu den kleinblättrigen Arten gehören und daß absolut keine anderen Blätter oder Blattbruchstücke gefunden wurden, aus denen man auf das Vorkommen von *Salix*-Arten mit größeren Blättern schließen könnte. Außer Blättern fand ich auch einen Fruchtknoten (Fig. 9, Taf. LVIII), den man jedoch keiner Art mit Sicherheit zuweisen kann. Auch die kleinen und dünnen, in großer Anzahl ausgehobenen Zweigchen, die ihren anatomischen Merkmalen nach als zu dieser Gattung angehörend erkannt wurden, liefern uns den Beweis, daß in der Pflanzenformation, deren fossile Reste uns vorliegen, ausschließlich die Zwergweiden herrschten.

Jeder, der sich näher mit der Gattung *Salix* befaßt hat, weiß genau, wie es manchmal schwer ist, nach einem Blatt oder Blattstück die Art sicher zu bestimmen. Bei fossilen Blättern gesellt sich noch die Schwierigkeit hinzu, daß der Erhaltungszustand, ohne völlige Zerstörung des oft mit großer Mühe gewonnenen Materials, gewöhnlich absolut keine näheren Studien an dem Material gestattet, so daß man sich in der Regel nur auf zwei unterscheidende Merkmale, die Form und die Größe, ferner auf die Aderung der Blattspreite und des Blattstiels beschränken muß. Von diesen Merkmalen kann man die Größe der Blätter nur mit großer Vorsicht in Betracht ziehen, da durch den Wassertransport alle größeren Blätter zerstückelt werden, so daß nur das kleinste von allem erhalten bleibt.

Aus der Zahl von über 100 Präparaten von *Salix*-Blättern halte ich — wenigstens vorläufig — nur 38 für bestimmbar. Die zweifelhaften Daten will ich lieber ganz unberücksichtigt lassen.

Folgende Weidenarten sind nun bestimmt worden:

[1]) Übrigens muß ich bemerken, daß die Blätter der kleinblättrigen Birkenarten infolge ihrer starken Variabilität sich niemals mit vollständiger Sicherheit einer bestimmten Art zuweisen lassen. Die drei Blatttypen, die alle der Art *B. nana* zugezählt wurden (Taf. LVIII, Fig. 4, 5, 6), beweisen es zur Genüge.

1. Salix herbacea L.

16 sehr gut erhaltene Blätter, davon 9 mit vollständigen Spreiten und Blattstielen, gefunden in den Horizonten *a* und *b*.

Das größte Blatt ist 6·5 mm, das kleinste 3·5 mm hoch. Die photographische Aufnahme des besterhaltenen Blattes (Taf. LVIII, Fig. 8) läßt auf den ersten Blick die charakteristischen Merkmale erkennen. Die drei getrennten Gefäßbündel in dem kurzen Blattstiel, der bis zur Blattspitze reichende Primärnerv, die unter bestimmten Winkeln abzweigenden Sekundärnerven, die deutlich hervortretenden Tertiärnerven, endlich die ausgerandete Spitze sowie die Drüsenzähne des Blattrandes geben dem Blatte von *Salix herbacea* ein ganz charakteristisches Aussehen. Die kleinsten Blätter sind oft ganzrandig, was man auch bei den rezenten Blättern dieser Zwergweide oft beobachten kann.

2. Salix polaris Whlnb.

8 Blätter und Blattfragmente, in dem Horizonte *b* gefunden.

Die Blättchen sind klein, anscheinend etwas derber als bei *S. herbacea*, ganzrandig. Das größte Blatt (Taf. LVIII, Fig. 10) war 6 mm lang und 4·5 mm breit, umgekehrt eirund, am Grunde fast herzförmig, stumpf. Von der kleinblättrigen *Salix herbacea*, wo die Blättchen auch öfters ganzrandig sind, ist *S. polaris* verschieden durch die umgekehrt-eiförmigen Blätter, während sie bei *Salix herbacea* mehr oder weniger kreisrund und niemals am Grunde fast herzförmig ausgebildet sind. Oft waren die Blättchen, ähnlich wie bei *S. herbacea*, der Länge nach zusammengefaltet und bogenförmig zurückgekrümmt.

3. Salix retusa L.

2 Blätter und etwa 10 Blattfragmente, in den Horizonten *a* und *b* gefunden.

Ein Blättchen und die Blattfragmente sind klein, keilförmig am Grunde und stumpf an der Spitze. Sie scheinen der typischen Form von *S. retusa* zu entsprechen. Das größte, in der Tafel LVIII, Fig. 11 abgebildete Blatt ist 11 mm lang und 4 mm breit, ganzrandig, länglich-lanzettlich, in einen kurzen und breiten Stiel allmählich verschmälert, mit charakteristisch nach vorwärts stark ge-

richteten, parallel verlaufenden Seitennerven. Die etwas zugespitzte Blattform erinnert an die var. *Kitaibeliana* Willd. Die Bestimmung dieses Blättchens halte ich aber nicht für sichergestellt, weil es auch an die kleinsten Blättchen von *S. arbuscula* erinnert und weil das dürftige Material eine nähere Untersuchung nicht gestattete.

4. Salix reticulata L.

2 Blattfragmente aus dem Horizonte *b*.

Obwohl ich nur zwei dürftige Blattfragmente besitze, ist doch die Artzugehörigkeit derselben ziemlich sicher wegen des verhältnismäßig langen Stiels, anscheinend rundlichen Umrisses der Spreite, sowie wegen der sehr eigenartigen, für diese Weidenart überaus charakteristischen Nervatur der Unterseite (Taf. LVIII, Fig. 12).

Als zweifelhaft will ich noch anführen:

5. Salix myrtilloides L.?

Ein vollständiges, 11 mm langes und 4 mm breites, elliptisches, kurz gestieltes Blatt, gehört vielleicht zu dieser Art. Leider wurde das Blatt beim Versuch einer genaueren Untersuchung so beschädigt, daß die Artbestimmung nicht mehr möglich war.

Dryas octopetala L. (Taf. LVIII, Fig. 1 u. 2).

17 Blätter und Blattstücke, gefunden in den Horizonten *a*, *b* und *g*. Auch kleine Zweigchen mit Blattresten waren nicht selten.

Die kleineren Blätter sind mehr oder weniger flach, die größeren meistens mit eingerollten Blattzähnen. Infolge großer Brüchigkeit der Blätter erhielt ich nur 6 vollständige oder nur wenig zerstörte Blätter.

Polygonum viviparum L. (Taf. LVIII, Fig. 13).

Ein einziges, aber sehr gut erhaltenes Blättchen ist 4 mm lang und 2 mm breit; es wurde in dem *b*-Horizonte gefunden. Ähnliche Dimensionen der Blätter findet man heutzutage nur bei den in der Arktis lebenden Zwergformen dieser Art. Die von Nathorst in Deuben (Sachsen) fossil gefundenen Blätter zeigten eine ähnliche, auffallende Kleinheit. Das kleinste vollständige Blatt war mit dem

Blattstiel nur 2·5 mm lang![1]). Die ziemlich derbe Beschaffenheit, der etwas ungleichseitig ausgebildete Blattgrund, der wellige, etwas zurückgerollte Blattrand, mit eigentümlich senkrecht zu demselben zulaufenden, stark entwickelten, gabelig verzweigten Randnerven stellen die Artzugehörigkeit des fossilen Blättchens außer jeden Zweifel.

Batrachium sp.

Über 150 Früchtchen, gefunden in dem Horizonte *a* und *b*. Die eigentümliche Skulptur der Oberfläche läßt keinen Zweifel über die Gattungsangehörigkeit derselben zu. Die charakteristischen, leistenförmigen Erhabenheiten verlaufen in unterbrochenen Linien beinahe senkrecht zur Längsachse der Früchtchen. Die Dimensionen sowie die Form der Karpelle scheint am ehesten mit der Art *B. confervoides* Fr. zu stimmen. Die Artbestimmung halte ich aber wegen Mangel an ausreichendem Material für zweifelhaft.

Stachys sp.? (Taf. LVIII, Fig. 14).

Fünf in dem Horizonte *b* gefundene, gut erhaltene Kelchröhren, mit den Resten des 4-fächerigen Gynöceums und mit 5 Kelchzähnen, gehören höchst wahrscheinlich zu einer Labiate, und zwar zu der Gattung *Stachys*. Aus den deutlichen, an der Basis des Kelches erhaltenen Resten der Behaarung ersieht man, daß die Haare einzellreihig und an der Basis angeschwollen waren. Diese Art der Behaarung ist für die Gattung *Stachys* charakteristisch[2]). Wenn ich betreffs der Artangehörigkeit eine Vermutung wagen darf, — so dürften die Kelche am ehesten zu der Art *Stachys palustris* L. gestellt werden.

Galium sp.

Unzählige Früchtchen von wechselnder Größe in bestimmten Partien des *a*-Horizontes. Ein Teil derselben scheint am meisten mit der Art *G. palustre* L. zu stimmen.

[1]) A. G. Nathorst: „Die Entdeckung einer fossilen Glazialflora in Sachsen", 1894. S. 531.

[2]) Vergl. H. Solereder: Systematische Anatomie der Dikotylen. 1899. S. 719.

Myriophyllum sp. (Taf. LVIII, Fig. 16).

Drei ziemlich gut erhaltene, tieffiederteilige Blattreste mit fast genau gegenüberstehenden Blattzipfeln, gefunden in dem Horizonte *b* des Glaziallehms. Die Artbestimmung ist nicht möglich. Da aber *M. alterniflorum* DC. wegen abwechselnd gestellter Blattabschnitte ausgeschlossen ist, kommen nur in Betracht *M. spicatum* L. und *M. verticillatum* L., von welchen das Vorkommen der erstgenannten Art in dem Dryastone wahrscheinlicher sein dürfte.

Die Gattung: Potamogeton.

Vier Blattfragmente aus dem Horizonte *b* und sehr viele Früchtchen, gefunden in den Horizonten *a* und *b*.

Von den Blattfragmenten erwiesen sich nur zwei als bestimmbar. Sie gehören in die Sektion *Chloëphylli* Koch, höchst wahrscheinlich zu der Art:

P. pusillus L. (Taf. LVIII, Fig. 15).

1 mm breite, linealische Blattstücke, eines davon mit abgestumpfter Blattspitze, mit drei eigentümlich verlaufenden Nerven und deutlich hervortretenden welligen Kommissuren. Der Mittelnerv ist beinahe so derb wie die zwei seitlichen und von keinem Mittelstreifnetz begleitet. Zu derselben Art mögen auch gegen 15 hier gefundene Früchtchen gehören, die 1·5 mm lang, stumpf gekielt und mit einem geraden Spitzchen versehen sind.

Ich muß bemerken, daß man trotz der genannten Merkmale, welche die Artbestimmung fast sicher erscheinen lassen, die große Ähnlichkeit der fossilen Blätter mit dem *P. obtusifolius* M. K. nicht übersehen kann, da sie sich von diesen, streng genommen, nur durch die untereinander fast gleich starken Nerven unterscheiden. Bei dem *P. obtusifolius* ist der Hauptnerv viel derber als die Randnerven.

Zwei andere zur Gattung *Potamogeton* gehörende Blattreste lassen wegen mangelhaften Erhaltungszustandes keine sichere Speziesbestimmung zu. Von einer Besprechung der in Betracht kommenden Möglichkeiten will ich absehen. Verzichten muß ich ferner auch auf die Spezies-Bestimmung der sehr zahlreichen und ziemlich mannigfaltig gestalteten Früchtchen, die augenscheinlich 2 oder 3 verschiedenen *Potamogeton*-Arten gehören.

Die Gattung: Carex.

Die Seggen bildeten einen wichtigen Bestandteil der fossilen Flora in allen Horizonten des Glazialtones. Außer den Früchtchen, die in größerer Anzahl gefunden wurden, begegnet man in den obersten Schichten nicht selten auch Blattresten, die höchstwahrscheinlich zu dieser Gattung gehören. Infolge großer Schwierigkeiten, die sich bei der Artbestimmung der Seggenfrüchtchen herausstellten, war es nur möglich, etwa 30 Früchtchen als bestimmbar zu erklären. Sie dürften mit:

C. Goodenoughii Gay.

verwandt sein. Allerdings können auch andere verwandte Arten in Betracht kommen, und in erster Linie *C. bicolor* All. Die Früchtchen sind verkehrt-eiförmig bis oval, zusammengedrückt, 1—1·5 mm lang, ohne deutliche Spuren von Nerven.

In dem *c*-Horizonte sind *Carex*-Früchtchen, aus der Sektion *Vignea* P. Beauv., massenhaft zur Ablagerung gekommen.

Nach Pollen von Bäumen wurde vergeblich in allen Horizonten des Glazialtons gesucht.

III. Einiges über den pflanzengeographischen und klimatischen Charakter der fossilen Flora.

Die fossile Flora des Glazialtones von Krystynopol zeigt auf den ersten Blick einen deutlichen Unterschied zwischen den Horizonten *a* und *b*. Die Schichten *c* bis *g* sind bezüglich ihrer Flora nur sehr lückenhaft bekannt geworden, so daß sie außer acht gelassen werden müssen, wenn es sich darum handelt, die genaueren Unterschiede in dem Florencharakter der aufeinander folgenden Schichten festzustellen. Eines muß aber betont werden, nämlich daß in allen Horizonten des Glazialtones, von den untersten *(g)* bis zu den obersten *(a)* Schichten desselben *Dryas octopetala* und *Betula nana* nachgewiesen worden sind. Dieser Umstand ist wichtig, weil er direkt beweist, daß wir in der Gesamtflora des Glazialtones 3 (s. Textfig. S. 1104) eigentlich mit einer Flora zu tun haben, die nach dem charakteristischen Sträuchlein: *Dryas octopetala,* als Dryas-Flora bekannt ist. Die Florenunterschiede, die wir also innerhalb

des Glazialtones finden werden, sind nur als Fazies-Unterschiede einer und derselben fossilen Dryas-Flora aufzufassen.

Die dem bestuntersuchten *b*-Horizonte entnommenen Pflanzenreste erlauben uns, folgendes Bild des damaligen Pflanzenlebens zu entwerfen:

Auf einem kalkreichen Sumpfe, an dessen Zusammensetzung die Moose (*Drepanocladus vernicosus, D. capillifolius, D. subaduncus, Calliergon giganteum, Scorpidium scorpioides*) und die Seggen stark beteiligt waren, wuchs eine baumlose Zwergstrauchformation, deren wichtigste Komponenten die Zwergweiden (*Salix herbacea, S. retusa, S. polaris, S. reticulata, S. myrtilloides?*) und die Zwergbirke (*Betula nana*) waren. Daneben lebten: *Dryas octopetala*, die kleinblättrige Form des *Polygonum viviparum, Stachys?* und *Galium sp. (palustre?)*. In den Wassertümpeln, die sich in der Nähe befunden haben müssen, war eine Wasserflora entwickelt, wo Characeen, mehrere *Potamogeton*-Arten (nachgewiesen *P. pusillus*), *Batrachium sp. (confervoides?)* und *Myriophyllum sp.* lebten. Wir haben also hier zwei verschiedene Pflanzenformationen gleichzeitig und nebeneinander: eine Moos- und Zwergstrauch-Tundra von ausgesprochen arktischem Charakter, neben einer Wasserflora, deren Vertreter noch heutzutage bei Krystynopol zu finden sind.

In dem obersten Horizonte des Glazialtons änderte sich der Floracharakter. Es verschwinden fast spurlos die Sumpfmoose, und von den Blütenpflanzen sind nur noch Reste von Wasserpflanzen nachzuweisen *(Potamogeton sp., Batrachium sp.)*. Von den für den Horizont *b* so charakteristischen Zwergsträuchern finden sich nur wenige, schlecht erhaltene, augenscheinlich nach einem Wassertransport hier zum Absatz gekommene Reste von *Dryas octopetala, Betula nana* und *Salix herbacea*. Die Hauptrolle übernehmen hier die Wasseralgen: *Melosira crenulata, Odontidium hiemale, Ceratoneis Arcus, Navicula subcapitata, Amphora ovalis, Eunotia Arcus (?), Synedra sp., Cymbella sp., Dinobryon Sertularia* und die Characeen — eine Mischung von Planktonformen mit denen des Benthos. Dazu gesellen sich viele Ostrakodenschalen[1]), sowie die Wasser- und Sumpf-

[1]) Die Bearbeitung des Ostrakoden-Materials übernahm Dr. J. Grochmalicki.

mollusken. Mit einem Worte, wir haben hier mit einer Lebensformation zu tun, welche größere Wasserflächen zu ihrem Gedeihen erfordert. Die seltenen Reste von *Dryas octopetala*, *Betula nana*, sowie die Holzstücke von *Alnobetula viridis*, die sich in diesen limnischen Schichten vorfinden, spielen hier eine untergeordnete Rolle und sind hieher vom Wasser gebracht worden, gehören aber zu den Pflanzenformationen, die die Ufer jener größeren Wasserflächen beherrschten.

Nun wollen wir noch dem geologischen Aufbaue der Diluvialterrasse von Krystynopol, den wir in dem Profil (Fig 1, Seite 1104) gezeichnet haben, einige kurze Bemerkungen widmen.

Die diluvialen Ablagerungen im Krystynopoler Profil sind, in ihrer Gesamtdicke von fast 20 m, im Vergleich mit der Diluvialdecke des Sokaler Plateaus[1]) sehr mächtig entwickelt. Dieser Umstand, sowie andere Tatsachen aus der Morphologie und der geologischen Entwicklungsgeschichte des Terrains zwingen uns zu der Annahme, daß die Krystynopoler Terrasse sowie das ganze, südlich vom Sokaler Hochplateau gelegene Bug-Tiefland schon in vorglazialer Zeit eine Depression bildete und in der diluvialen und postdiluvialen Epoche mit dem Schotter-, Sand- und Lehmmaterial ausgefüllt wurde.

Die tiefsten, 4 m dicken, dem Kreidemergel auflagernden Schotter- und Sandschichten (sieh Fig. 1:4) sind zusammengesetzt aus Material von lokaler Herkunft: sie enthalten nur Kreide- und Tertiärmaterial mit Hornsteinen, Belemniten, tertiären Sandsteinstücken, Lithothamnien u. s. w.; keine Spur von nordischem Material konnte nachgewiesen werden. So ist es wahrscheinlich, daß diese untersten Sand- und Schotterschichten ihren Ursprung der vorglazialen Akkumulation verdanken, die knapp vor dem Eindringen des nordischen Inlandeises in die Sokaler-Gegend stattfand. Die 11·80 m dicken, bläulichen, „gebänderten“ Tone, deren Material aus dem Kreidemergel herstammt, müssen sich während der Eiszeit selbst gebildet haben. Das Inlandeis muß in unmittelbarer Nähe von Krystynopol gewesen sein, als sich diese Tone am Rande eines glazialen Sees gebildet haben. Die tonigen Abflüsse des Gletschers nahmen die Pflanzen- und Tierreste[2]) aus der na-

[1]) Abgesehen von der Lößdecke, die postglazialen Alters ist.

[2]) Ziemlich viele Mollusken und Käferreste, die ich während der Schlämmung des

hen Moos- und Zwergstrauchtundra mit und lagerten sie am Grunde des Stausees ab. Auf diese Weise ist diese eigentümliche Mischung der hochnordischen Tundra mit den Vertretern der Wasserflora zustande gekommen, worüber oben berichtet wurde.

Aus dem oben nachgewiesenen Unterschied in der Florazusammensetzung des obersten *a*-Horizontes im Vergleich mit anderen Horizonten der Dryastone geht hervor, daß die Gegend von Krystynopol, die zur Zeit der Ablagerung von tieferen Dryas-Tonschichten unweit vom Seeufer gelegen sein mußte, immer mehr von den Schmelzwässern beherrscht wurde.

Die oberhalb des Dryas-Tones gelegenen Schotter- und Sandschichten (Fig. 1:2) sind Wasserablagerungen, in denen sich neben dem Materiale von lokaler Herkunft auch nordische Gesteine nachweisen lassen. In dem darauf liegenden, geschichteten Lehm wurden Land- und Sumpfformen von Mollusken [1]) sowie Holzreste von *Quercus sp.* und Früchte von *Corylus avellana* gefunden.

Dies ist in aller Kürze die Geschichte der diluvialen Terrasse von Krystynopol.

Die sich so zahlreich bei Betrachtung der oben beschriebenen Pflanzenfunde aufdrängenden pflanzengeographischen Fragen, die mit der Entwicklungsgeschichte der Pflanzendecke von Wolhynien so innig zusammenhängen, sowie die Fragen über die Klimaveränderungen seit der Eiszeit will ich an dieser Stelle unberührt lassen. Die Antwort auf diese Fragen muß auf einem sehr genauen und vollständigen Materiale von paläontologischen und pflanzengeographischen Tatsachen basieren — und ist deshalb heutzutage noch nicht möglich.

Erklärung der Tafel LVIII.

1. 2. *Dryas octopetala* L. Blätter.
3. Eine Fruchtschuppe von *Betula nana* L.
4, 5, 6. Drei Blatttypen von *Betula nana* L.
7. Eine Fruchtschuppe von *Betula humilis* Schrank?
8. *Salix herbacea* L. Blatt.

Materials gewonnen habe, befinden sich gegenwärtig im Besitz und in der Bearbeitung des Kustos des Gräflich Dzieduszycki'schen Museums, Herrn Prof. Dr. M. Łomnicki in Lemberg.

[1]) Vergl. die Fig. 1:2, S. 1104.



Wl. Szafer.

9. Ein Fruchtknoten der Gattung *Salix*.
10. *Salix polaris* Whlnb. Blatt.
11. *Salix retusa* var. *Kitaibeliana* Willd.?
12. *Salix reticulata* L. Blattstück.
13. *Polygonum viviparum* L. Blatt einer Zwergform.
14. Kelch einer Labiate (*Stachys palustris*?).
15. *Potamogeton pusillus* L. Blattspitze.
16. *Myriophyllum sp.* Blattspitze.

Die Figuren, 1, 8, 10, 13 sind zirka 6·5 mal vergrößert, alle übrigen zirka 3·3 mal.

Studya z dziedziny anafilaksyi. Część IV. — Anaphylaktische Studien. IV.

Note

de M. *J. BAŃKOWSKI* et M. *Z. SZYMANOWSKI*,

présentée par M. N. Cybulski m. t. dans la séance du 14 Octobre 1912.

IV. Zur toxischen Wirkung des menschlichen Blutserums.

A. Die Toxizität im Verlauf von Infektionskrankheiten.

B. Toxizitätsunterschiede zwischen dem Mutter- und Fötalserum.

Wird menschliches Blutserum in einer Dosis, welche ungefähr 0·5% des Körpergewichts beträgt, einem Meerschweinchen intravenös injiziert, so tötet es das Tier unter Erscheinungen eines akuten anaphylaktischen Shocks. Im Verlauf von Typhus abdominalis kann diese Dosis auf 0·25%, im Verlauf von Scharlach, beziehungsweise von Masern auf 0·13% des Körpergewichts des Tieres sinken. Das menschliche fötale Blutserum ist für Meerschweinchen nahezu atoxisch; selbst bis 2·5% des Körpergewichts des Tieres betragende Dosen wirken erst nach längerer Zeit tötlich unter Erscheinungen einer protrahierten anaphylaktischen Vergiftung.

Das Serum von graviden Frauen weicht in seiner Toxizität nur wenig vom normalen menschlichen Serum ab. Ein anaphylaktischer Versuch (Präparierung mit mütterlichem, beziehungsweise mit fötalem Serum, Reinjektion entweder mit der einen oder der anderen Serumart) ergab, daß sowohl die antigenen Eigenschaften der Sera wie die Beschaffenheit der unter dem Einfluß der Präparierung im Meerschweinchenorganismus entstehenden Antikörper sehr wenig voneinander abweichen. Die Atoxizität des fötalen Serums wird wohl auf den Mangel von normalen Antikörpern, welche erst nach der Geburt auftauchen, zurückzuführen sein. Die toxische Wirkung

des menschlichen Blutserums ist von der Wirkung der in demselben enthaltenen Antikörpern auf das Eiweiß des injizierten Tieres, welches in diesem Fall als Antigen fungiert, abhängig.

Aus dem Veterinärinstitut (Dir. Prof. Dr. J. Nowak) und aus dem Hygienischen Institut (Dir. Prof. O. Bujwid) der Jagellonischen Universität in Krakau.

O wpływie krwi żylnej z rozmaitych gruczołów na ciśnienie krwi. Wiadomość tymczasowa. — *Über den Einfluß des venösen Blutes verschiedener Drüsen auf den Blutdruck.* Vorläufige Mitteilung.

Note

de M. *J. CYTOWICZ,*

présentée par M. N. Cybulski m. t. dans la séance du 14 Octobre 1912.

(Planche LIX).

Die Erforschung der Tätigkeit der Organe innerer Sekretion hat drei verschiedene Wege eingeschlagen. Einerseits haben die klinischen Beobachtungen über die Addisonkrankheit, Kretinismus, Myxödeme, Akromegalia u. s. w. mit folgenden pathologisch-anatomischen Untersuchungen der erkrankten Drüsen den Gedanken nahegelegt, diese Erkrankungen experimentell bei Tieren hervorzurufen. Tatsächlich gibt es heute in bezug auf die Gl. suprarenalis, Gl. thyreoidea, Thymus, Hypophysis eine große Anzahl von Beobachtungen über den Zustand des tierischen Organismus, bei dem die Tätigkeit irgend einer Drüse durch Exstirpation, Unterbindung ihrer Gefäße oder Impfung eines Infektionsstoffes eingestellt wurde.

Eine andere Richtung repräsentieren Untersuchungen über die Erscheinungen des gesunden oder schon kranken Organismus bei Einführung fehlender Drüsen oder deren Extrakte. Seit Oliver und Schäfer wurde besonders oft die Methode der intravenösen Injektionen angewendet, wobei als Exponent der Einwirkung der Extrakte die Änderung des Blutdrucks beim Tiere, die sekretorische Tätigkeit seiner Drüsen oder endlich die Abweichungen in dem Gas- und Stoffwechsel galt.

Sehr selten wird die dritte Forschungsmethode verwendet, die Injektion des aus den Drüsen ohne Ausführungsgang abfließenden Blutes.

Die weitaus überwiegende Anzahl der Forscher beschränkt sich auf die zwei ersten Methoden, und es wurden auf diesem Wege, wie bekannt, seit Bayliss und Starling zahlreiche neue Tatsachen zu gunsten der Hormontheorie gewonnen. Trotzdem ist es nicht gelungen, so manche Widersprüche in der Erklärung der komplizierten Rolle der Drüsen und der durch diese abgesonderten inneren Sekrete zu erklären. So erwies sich zuerst in bezug auf Pankreas der spezifische Einfluß des duodenalen Sekretins als zweifelhaft, da von Delezenne und Frouin (1), Camus, Gley (1), Popielski (2) u. a. Extrakte aus verschiedenen Stellen der Dick- und Dünndärme, des Magens, ja sogar anderer Organe [Panek, Popielski (3), Modrakowski (3)], die gleichfalls safttreibend auf Pankreas einwirkten, gewonnen wurden. Diese zum Safttreiben anregende Substanz der Extrakte wird von manchen Autoren als Cholin (Schwarz und Lederer, Zetsche (4), Fürth und Schwarz (5), von anderen als Vasodilatin [Popielski (6), Modrakowski (3)] betrachtet, was aus den Versuchen der letzteren mit dem den Einfluß des Cholins beseitigenden Vasodilatin hervorgeht. Endlich behaupten Fürth und Schwarz (7), daß das Sekretin von Bayliss und Starling keine einheitliche Substanz sei, sondern ein Gemisch mehrerer Drüsensekrete, unter denen auch Cholin zu finden sei.

Wenn man in dem Blutdruck die Äußerung der Reaktion des Organismus erblickt, so stellten wiederum die einen Forscher nach Injektion der Extrakte der Glan. thyreoidea und Gl. thymus eine Verminderung des Blutdruckes (Schäfer (8), Haškovec (9), Georgiewski (10), Fenyvessy (11), Fürth und Schwarz (1), Lohmann (12), Gautrelet (13), Modrakowski (3) u. a. m.) fest, während andere wie Svehla (14) eine solche Verminderung nicht fanden, oder wie Heinatz (15), Livon (16), Patta (17) sogar eine Blutdruckerhöhung durch Extrakte der Gl. thyreoidea oder endlich wie Parisot (18), Asher und Flack (19) sowohl die Erhöhung wie auch die Verminderung des Blutdrucks beobachteten.

Die Hypophysis besitzt nach Cyon die Fähigkeit, sowohl den Blutdruck zu erhöhen wie auch herabzudrücken; dagegen haben Oliver und Schäffer mittels der Extrakte der Hypophysis nur eine Blutdruckererhöhung erhalten.

Sogar in bezug auf die Gl. suprarenalis gibt es gewisse Beobachtungen, daß in der Nierensubstanz Cholin vorhanden ist, das

bekanntlich die Blutdruckerniedrigung hervorruft (Lohman, Pflüg. Arch. Bd. 118).

Bei Betrachtung der Konsequenzen solcher Widersprüche in bezug auf die Pressoren- und Depressorensubstanz der Organe innerer Sekretion nimmt Vincent (20) sogar an, „daß wahrscheinlich alle tierischen Gewebe an wäßrige oder salzige Extrakte eine Substanz oder Substanzen, welche den Blutdruck beeinflussen, abgeben. Die von diesen Substanzen erzeugte Wirkung ist depressiv".

Dasselbe folgt aus den im Laboratorium Popielski's (21) ausgeführten Versuchen. Der genannte Forscher findet diese Depressorsubstanz (Popielski'sches Vasodilatin) in den Extrakten fast aller Organe und hält den durch deren Injektion hervorgerufenen Effekt (samt der Verminderung der Gerinnungsfähigkeit des Blutes) für eine notwendige Bedingung der Sekretion jeder Drüse (Arch. f. g. Physiol. Bd 120, 121, 128).

Somit wirken — nach der Meinung zahlreicher Autoren — die Extrakte aus den Organen innerer Sekretion auf die Tätigkeit der Drüsen und auf den Blutdruck gleichmäßig ein, und man dürfte darin keine spezifische Eigenschaft der Extraktstoffe erblicken, gerade so wie etwa in den Extrakten anderer Organe und Gewebe.

Es drängt sich ferner wohl mit Recht von selbst die Frage auf, ob eine solche Gleichmäßigkeit in der Einwirkung nicht eine Folge und ein Fehler der Methodik sei. Sind denn diese Extrakte und Produkte der inneren Sekretion tatsächlich identisch? Vincent (20) z. B. entscheidet diese Frage in folgender Weise: „Es ist wahrscheinlich gemacht worden, daß diese Depressorwirkung der Extrakte kein Zeichen einer inneren Sekretion von Seiten der Gewebe sei". Wenn diese Ansicht richtig ist, so soll man diese Angaben auf einem anderen Wege nachprüfen, und zwar durch Verwendung und Prüfung der wirklichen Produkte der inneren Sekretion der Organe. Als einfachster Weg erschien die Verwendung der dritten Methode, d. h. Injizierung von venösem, verschiedenen Drüsen entnommenem Blut in diejenigen Bahnen, in welche diese Drüsen ihre Sekrete auf natürlichem Wege ausscheiden könnten.

Wie bereits oben bemerkt, wurde die zuletzt genannte Methode zur Lösung dieser Aufgabe bloß von wenigen Forschern angewendet. Soviel ich weiß, wurde die Injektion des venösen Blutes der Gl. suprarenalis zuerst von Cybulski (22) ausgeführt; dann erhielten Tigerstedt und Bergmann (23) die Erhöhung des

Blutdruckes durch die Injektion des venösen Blutes der Niere; Asher (24) in Bern und Tscheboksaroff (25) in Kasan stellten die Zunahme des Adrenalins im venösen Blute der Gl. suprarenalis bei der Reizung der N. splanchnici fest. Asher und Flack (19) fanden bei der Reizung des N. laryng. sup. die Veränderung der durch die Gl. thyreoidea ausgeschiedenen Pressor- und der Depressorsubstanz, Jeandelize und Palisot wiesen nach, daß das Blut von jungen Kaninchen, denen man die Gl. thyreoidea entfernt hat, die Fähigkeit besitzt, den Blutdruck zu erniedrigen.

Es ist anzunehmen, daß zwei Momente eine allgemeinere Anwendung dieser Methode verhindert haben: einerseits die großen, manchmal kaum zu überwindenden Schwierigkeiten bei der Erhaltung des venösen Blutes einer gegebenen Drüse (Gl. parathyreoideae, Hypophysis...), anderseits der viel zu geringe Gehalt an Sekret in der Menge des entnommenen Blutes, das durch seinen Einfluß auf den Blutdruck (Tigerstedt) die Wirkung des Sekrets verschleiert. Doch wirkt dasselbe Moment nur bei wenigen Drüsen störend und kommt bei den übrigen gar nicht Betracht; den anderen Mißstand kann man bis zum gewissen Grade durch Kontrollversuche über die Tätigkeit des venösen Blutes der verschiedenen Drüsen und Berücksichtigung aller dabei in Betracht kommenden Umstände, von denen noch die Rede sein wird, vermeiden.

Unsere Blutdruckversuche wurden ausschließlich an Hunden angestellt. Das den abpräparierten Venen eines schwereren Hundes (von 9—17 kg Gewicht) entnommene Blut wurde in die Vena jugularis eines anderen (von 5—8 kg Gewicht) eingeführt, dessen Carotis mit dem Kimographion in Verbindung stand. Die Blutentnahme wurde ohne Narkose durchgeführt (nur im I. und IV. Versuche wurde eine kleine Dose von Chloroform verabreicht), da nach Ansicht einiger Autoren [Donzelli, Savariand, Pallot und Tinel (27), Parodi (28)] die Narkose auf die Veränderungen in der Chromatinsubstanz der Gl. suprarenalis einwirken soll. Das entnommene Blut wurde entweder defibriniert oder nach der Gerinnung in kleine Stückchen geschnitten, aus denen schon leicht ein ziemlich großes Quantum von Serum gewonnen wurde. Dieses Verfahren ist aus folgenden drei Gründen den anderen vorzuziehen.

Erstens beseitigt es die Möglichkeit der Oxydation und Zerstörung der Hormonen während der Defibrinierung, zweitens wird die von Zaleski, Lewaschoff und Popielski (29) angegebene Fähigkeit des defibrinierten Blutes, die Blutdruckerniedrigungen hervorzurufen, beseitigt, da im Blutserum nach den Untersuchungen von Popielski kein Vasodilatin mehr vorhanden ist; dieses Verfahren ergibt drittens viel größere Mengen von Serum in viel kürzerer Zeit ($^1/_2$—1 Stunde), als es auf gewöhnlichem Wege aus dem ganzen Blutgerinsel gewonnen werden kann.

Sowohl das Serum als auch das defibrinierte Blut wurden auf 37° C. erwärmt und in einer Menge von 15 cm³ (30 cm³ im Versuche XII) in die Vena jugularis eingeführt.

Von verschiedenen Drüsen wurden hauptsächlich die folgenden untersucht: Gl. thyreoidea, Pancreas, Submaxillaris, Lien, Ren, Gl. suprarenalis, Ovarium, Testiculi.

Aus den Venen der ersten drei Drüsen wurde das Blut sowohl im Ruhezustande der Drüsen (Pancreas des hungrigen Hundes), wie auch bei der Erregung derselben: nach Einspritzung von 0·4% HCl ins Duodenum, bei gleichzeitiger Reizung mit Induktionsstrom der Chorda tympani und des N. laryngeus sup. entnommen. Die Wirkung des letztgenannten Nerven auf die Gl. thyreoidea wurde von Aderson, Christiani, Asher und Flack (19), Garnier und Villemin (30) beschrieben.

Es hat sich herausgestellt, daß das Blut aus dem Pancreas am bequemsten zu erhalten ist nicht aus der kleinen Vene des Kaudalteiles, sondern aus dem großen venösen Stamme, der in die Vena portae einmündet; bei der Einführung der Kanüle soll der große Ast, der vom Caput pancreatis in ihr Parenchym führt, unterbunden werden, um eine starke Blutung zu vermeiden.

Was den zweiten Hund, dem das entnommene Serum und das Blut eingeführt wurde, anbelangt, so suchten wir zwar — beim ruhigen Verhalten des Tieres — die Anwendung von Kurare zu vermeiden, da dieses nicht nur die Blutdruckerniedrigung hervorruft, sondern auch die Gerinnungsfähigkeit des Blutes vermindert [Czubalski (31)]. Leider mußte Kurare bei den meisten Versuchen angewendet werden.

Da das eingeführte Blut die normale Reaktion des Organismus irgendwie beeinflussen konnte, so wurden die Injektionen mit lan-

gen Zwischenpausen unternommen (manchmal zirka 1 Stunde); dabei wechselte die Aufeinanderfolge der Injektionen verschiedener Blutdosen bei verschiedenen Versuchen.

Obwohl unsere Beobachtungen selbstverständlich nicht als definitiv zu betrachten sind, so beweisen sie doch klar schon jetzt Folgendes:

I. Vor allem ergab das injizierte venöse Blut, bezw. das Serum (15—30 cm^3) in keinem einzigen Fall eine Erniedrigung des Blutdruckes.

II. Die Kontrollinjektionen des Blutes (Blut aus der V. femoralis) so wie auch die physiologische Lösung von NaCl bewirkten entweder keine Änderung des Blutdruckes (Siehe Kurve Nr. 1) oder nur eine geringe, kurz dauernde Erhöhung desselben (Kurven Nr. 2, Nr. 6). Man konnte dabei bei den meisten Injektionen (Kontrollinjektionen und solche aus den Drüsen) eine charakteristische Reaktion der Blutbahn beobachten: gleich nach der Einführung der Flüssigkeit fing die Kurve an zu steigen (dieses Steigen fällt gewöhnlich mit dem Schlusse der Injektionen zusammen) und gleich darauf sank sie, als ob sie dieses Steigen kompensierte. Die maximale Senkung der Kurve in der 5., 7., 12. Sekunde nach Beendigung der Injizierung hält sehr kurze Zeit an, sie erreicht gewöhnlich das ursprüngliche (vor der Injektion vorhandene) Niveau (sie ist manchmal einige Millimeter höher oder niedriger als jenes) und zeigt erst nachher eine kleinere oder größere Zunahme des Blutdruckes an. Diese Reaktion ist deutlich sichtbar sowohl an der Kurve Nr. 2 bei Injizierung des Kontrollblutes aus der V. femoralis wie auch an den sonstigen Kurven. Daß das Sinken der Kurve und das erste Steigen derselben ausschließlich als eine Folge des Stoßes der injizierten Flüssigkeit anzusehen ist, ersieht man auch daraus, daß auch die physiologische Lösung oft das gleiche Bild der Reaktion bietet (Siehe Kurve Nr. 6).

III. Eine deutliche Erhöhung des Blutdruckes bewirkte unter den Organen innerer Sekretion besonders das venöse Blut der Gl. thyreoidea, des Pankreas und selbstverständlich der Gl. suprarenalis (Kurve Nr. 3 u. 4). Die sonstigen untersuchten Organe ergaben zwar eine größere Erhöhung als die Kontrollinjektionen des Blutes, jedoch waren die an ihnen angestellten Beobachtungen unzureichend. Bezüglich der Gl. thyreoidea und teilweise auch des Pancreas wurde ein Unterschied des Pressoreffektes bemerkt; derselbe war

bei der Exzitation der Drüse (N. laryng. s.; 0·4% HCl) viel bedeutender als bei der Injektion der vor der Erregung entnommenen Blutdosen. Es ist nicht gelungen, einen entsprechenden Unterschied zwischen den Bluteigenschaften einer ruhenden und einer tätigen Drüse bei der Gl. submaxillaris festzustellen. Nimmt man aus sämtlichen Versuchen die Mittelwerte derjenigen Erhöhung des Blutdruckes, die die Dosen des venösen Blutes aus verschiedenen Drüsen ergaben, so tritt die Verschiedenheit der Einflüsse der letzteren sehr deutlich hervor.

Gland. suprarenalis (Min. 40 mm — Max. 180 mm)
Mittelwert der Erhöhung 80 mm,
Gl. thyreoidea ohne Erregung (10—30) Mittelwert 13 mm,
" " bei Erregung des N. laryng. sup. (10—40)
Mittelwert 21 mm,
Pancreas (des hungrigen Hundes) (10—30) Mittelwert 15 mm,
" nach dem Einspritzen ins Duodenum (HCl) (10—45)
Mittelwert 18 mm,
Gl. submaxillaris, Lien, Ren, Testiculi u. a. Mittelwert 10—15 mm.

Kontrollversuche.

Ven. femoralis (Minim. 0, Maxim. 15 mm) Mittelwert 7 mm,
0·9% Lösung von NaCl (Min. 0, Max. 10 mm) Mittelwert 4 mm.

IV. In der Einwirkung des Serums und des defibrinierten Blutes eines und desselben Organs wurde kein scharfer Unterschied bemerkt.

V. Es mag hervorgehoben werden, daß sich ungemein oft nach der Injektion des Blutes aus der Gl. thyreoidea Blutgerinnsel bildeten, die das Aufzeichnen des Blutdruckes erschwerten. Dies ist besonders zu betonen, da wir in der Literatur bloß bei Mathes einen Hinweis auf die analoge Wirkung des Saftes der Gl. thyreoidea gefunden haben. Dieser Forscher fand bei Anwendung der Bürker'schen Methode, daß ein Safttropfen einer frisch ausgeschnittenen Gl. thyreoidea in der Lösung 1:20 eine momentane Gerinnung des Blutes hervorruft und sogar in der Lösung 1:400 die Gerinnung mehr als 63-mal beschleunigt. Diese Tatsachen stehen wiederum in einem krassen Widerspruche mit den Untersuchungen

über die Extraktivsubstanz der Gl. thyreoidea, in welcher das die Gerinnungsfähigkeit des Blutes herabsetzende Vasodilatin von Modrakowski entdeckt wurde.

Wie sind also die von uns erzielten Resultate mit den Angaben der Forscher über Extraktivsubstanzen derselben Organe in Einklang zu bringen? Wie sind die oben angeführten Tatsachen vom Standpunkte Popielski's betreffs der Vasodilatinsubstanz zu verstehen, die durch Herabsetzung des Blutdruckes und der Gerinnungsfähigkeit desselben die Drüsentätigkeit bedingt?

Aus den angeführten Daten und Kurven ist leicht zu ersehen, daß das aus den Organen der inneren Sekretion abfließende Blut seinem Einfluß auf den Blutdruck nach sich von dem venösen Kontrollblute sehr scharf unterscheidet, indem es den Pressoreffekt des letzteren zwei- oder dreifach (Pancreas, Gl. thyreoidea, Gl. suprarenalis), ja sogar mehrfach übertrifft.

Es unterliegt folglich keinem Zweifel, daß die Blutdruckerhöhung in unseren Versuchen weder durch die Flüssigkeitsmasse noch durch den Einfluß des defibrinierten Blutes, sondern durch irgend eine andere, auf natürlichem Wege durch die Drüsen in die Blutbahn ausgeschiedene Substanz hervorgebracht wird. Und wir sehen, daß ihre Wirkung quantitativ verschieden ist, nicht nur in verschiedenen Organen, sondern auch in einer und derselben Drüse desselben Tieres davon abhängig, ob diese erregt wird oder nicht.

Diese Verschiedenheit in der Einwirkung tritt wohl nicht überall gleich deutlich auf, wahrscheinlich wegen des unbedeutenden Quantums der ausgeschiedenen Substanzen; es ist vielleicht eine besondere Anstellung des Versuches notwendig, um die Wirkungen schärfer hervortreten zu lassen. Diesbezüglich gibt es schon in der Literatur einige Andeutungen, wie die Pressor- und Depressorwirkungen der normal durch die Gl. thyreoidea ausgeschiedenen Substanz aufzudecken wären. Asher und Flack haben nachgewiesen, daß durch gleichzeitige Reizung des Depressor und Laryngeus sup. der Depressoreffekt des ersteren auf Kosten der durch die Gl. thyreoidea ausgeschiedenen Substanz verstärkt werden kann, und daß umgekehrt — nach Durchschneiden des Depressors eine Verstärkung des durch Adrenalininjektion hervorgerufenen Pressoreffektes infolge der Reizung des N. laryng. super. erfolgt. In unseren Versuchen gibt es auch einen Fall, wo die bedeutende, durch Verwendung von Kurare bewirkte Herabsetzung des Blutdruckes gün-

stige Bedingungen für das scharfe Hervortreten der Pressorsubstanz des Pancreas schafft.

Die Einwirkung des venösen Blutes des gereizten Pancreas ist, wie man es aus der Kurve Nr. 5 ersieht, sehr scharf (45 mm) und andauernd (7—10 Minuten). Einen solchen Effekt haben weder die nachher injizierte physiologische Lösung, die eine Erhöhung von 15 mm während 1 Minute hervorbrachte (S. Kurve Nr. 6), noch das Blut des Pancreas eines hungrigen Hundes (25 mm Erhöhung), noch die Kontrolldose des Blutes (10 mm Erhöhung) hervorgerufen.

Dieser Fall ist noch deshalb lehrreich, weil der Pressoreffekt durch das Blut des Pancreas zweifellos während seiner Tätigkeit hervorgerufen wird. Wir beobachteten nämlich nach Einführung der Säure ins Duodenum die Saftausscheidung aus der Kanüle des Pancreasganges. Wirkt die Säure auf Pancreas durch Hormonsekretin (nach Popielski Vasodilatin), so bleibt die Frage offen, was mit dem „Vasodilatin" geschieht, das aus dem Duodenum verschwunden ist, die Sekretion des Pancreas hervorgerufen hat und folglich in dem aus demselben abfließenden Blute enthalten sein konnte.

„So genügt es, 0·00002 Vasodilatin in das Blut zu injizieren, um einen vollkommen deutlichen Effekt hervorzubringen", sagt in seiner Arbeit Popielski (Arch., 128. Bd., S. 213). Und doch bringen 30 cm³ des Pancreasblutes keinen Depressoreffekt des Vasodilatins, sondern unbestritten eine scharfe Erhöhung des Blutdruckes hervor.

Diese diametral entgegengesetzten Resultate können — wie ich glaube — nur durch die Annahme erklärt werden, daß die Extraktivsubstanzen der Organe etwas ganz Anderes sind als die natürlichen Produkte ihrer Sekretion.

Zum Schluß halte ich es für eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Professor, Herrn Dr. Cybulski, für das vorgeschlagene Thema und den Laboratoriumassistenten, den Herren Dr. Med. M. Eiger und J. Dunin-Borkowski, für ihre mir in freundlicher Weise gewährte Hilfe meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Aus dem Physiologischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.

Literaturverzeichnis.

1) Zit. nach Fürth u. Schwarz. Archiv. f. gesamt. Physiol., Bd. 124.
2) Popielski. Über die physiol. Wirkung von Extrakten aus sämtlichen Teilen des Verdauungskanales. Arch. f. g. Physiol., Bd. 128.
3) Modrakowski. Über die Identität des blutdrucksenkenden Körpers der Gl. thyreoidea und des Vasodilatins. Arch. f. g. Physiol., Bd. 133.
4) Letsche. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 53.
5) Pr. O. v. Fürth u. Dr. C. Schwarz. Über die Natur der blutdruckerniedrigend. Substanz in der Schilddrüse. Arch. f. g. Physiol., Bd. 124.
6) Popielski. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 70.
7) Pr. v. Fürth u. Dr. Schwarz. Zur Kenntnis der „Secretine". Arch. f. g. Physiol., Bd. 124.
8) Schäfer. On internal secretion. British med. Journ., v. 2, 1895.
9) Haškovec. Über die Wirkung des Thyreoidalextraktes. Wien. Klin. Wochenschr. XXIV.
10) Georgiewsky. Zeitsch. f. kl. Mediz., Bd. 33, 1897.
11) v. Fenyvessy. Wiener kl. Wochenschrift. 1900, S. 125.
12) Lohman. Zitiert nach Fürth, Ergebnisse d. Physiol. 1909, S. 524.
13) Gautrelet. La choline dans l'organisme. C.-R. Soc. Biolog., Bd. 65, S. 449.
14) Svehla. Arch. f. experimentel. Pathol., Bd. 43, 1900.
16) Heikatz. Altes u. Neues über die Schilddrüse, Diss. Petersburg 1894.
16) Ch. Zivon. Sécrétions internes. C. R. Soc. de Biolog., 1898, S. 98, S. 135.
17) Patta. Contributo critico e sperimentale allo studio dell' azione degli estratti di organi sulla funzione circolatoria 1907. — Zitiert nach Fürth und Schwarz.
18) Parisot. C.-R. Soc. Biolog., Bd. 64, S. 749.
19) Asher u. Flack. Zeitschr. f. Biolog. 1910, Bd. 55.
20) Swale Vincent. Innere Secretion und Drüsen ohne Ausführungsgang. Ergebn. d. Physiol. IX, 1910.
21) Popielski. Blutdruck und Ungerinnbarkeit des Blutes bei der Tätigkeit der Verdauungsdrüsen. Arch. f. g. Physiol. 1912.
22) Cybulski. Über die Funktionen der Nebenniere. Wien. med. Wochenschr., 1895. Nr. 6 u. 7.
23) Tigerstedt u. Bergmann. Skandin. Arch. f. Physiol. 8. 223. 1898.
24) Asher Z. Die innere Sekretion der Nebenniere u. deren Innervation. Zeitschr. f. g. Physiol. u. Pathol. 1911, Nr. 6. Zeitsch. f. Biolog. Bd. 59, H. 6.
25) Tscheboksaroff. Über sekretorische Nerven der Nebennieren. Arch. f. g. Phys. Bd. 137, 1911.
26) Jeandelize et Parisot. Journ. de Physiol. et Patol. génér. 1910.
27) Donzelli. Zentralbl. f. ges. Physiol. u. Pharmak. 1911, Nr. 19, Nr. 12.
28) Porodi. Zentralbl. f. g. Phys. u. Pharmak. 1911, Nr. 23.
29) Popielski. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 128. S. 213. Über die physiol. Wirkung von Extrakten.
30) Garnier et Villemin. Les nerfs supérieurs du corps thyroïde. C. R. Soc. Biolog. Bd. 68, S. 1023.
31) Czubalski F. Arch. f. g. Physiol. Bd. 133, S. 225—236.

Erklärung der Tafel LIX.

1. Blutdruckkurve nach Injektion von 15 cm^3 0·9%-iges NaCl.

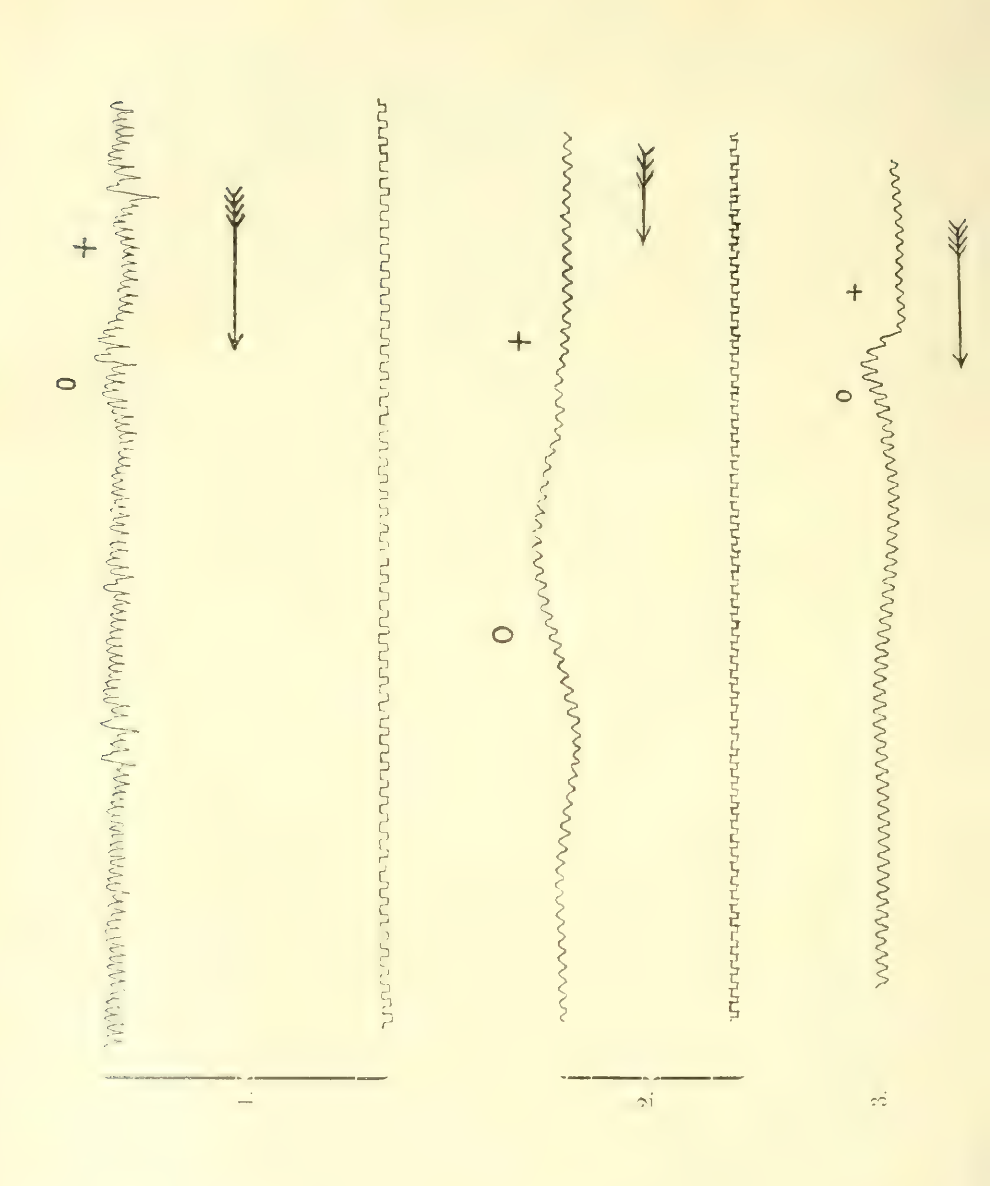
2. Blutdruckkurve nach Injektion von 15 cm^3 Blut aus der Vena femoralis.

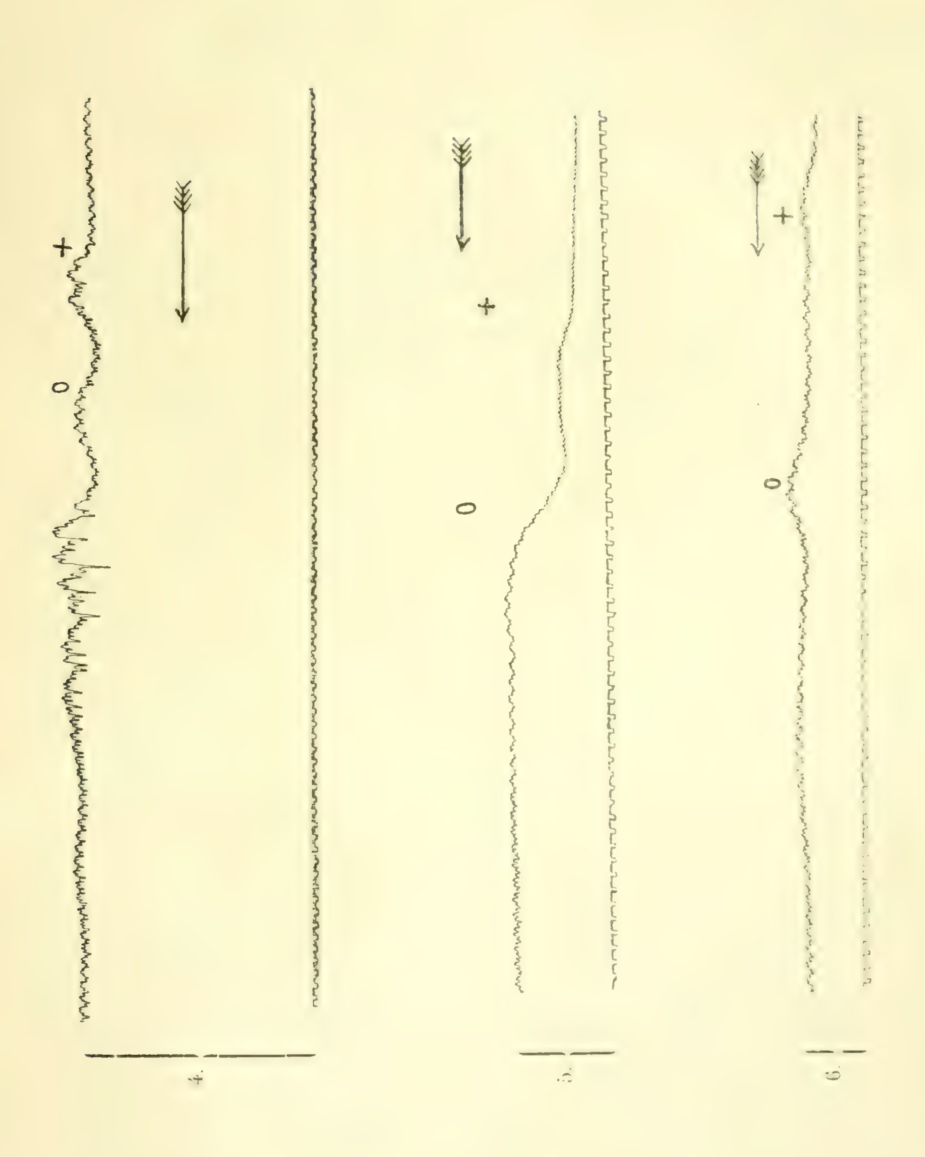
3. Blutdruckkurve nach Injektion von 15 cm^3 Blut aus der Vena thyreoidea (bei Reizung des Nervus laryngeus superior).

4. Blutdruckkurve nach Injektion von 15 cm^3 Blut aus der Vena pancreatica.

5. Blutdruckkurve nach Injektion von 30 cm^3 Blut aus der Vena pancreatica (bei Reizung mit 0·5%-iger HCl).

6. Blutdruckkurve nach Injektion von 30 cm^3 0·9%-iges NaCl.


0
+
1.
2.
3.


+
0
4.
5.
6.

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

TABLE DES MATIÈRES.

Octobre 1912.

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (*A*) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (*B*) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série *A* ... 8 K; Série *B* ... 10 K.

Les livraisons du »*Bulletin International*« se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie »Spółka Wydawnicza Polska« Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 4 K 30 h.

N° 9 *B.* NOVEMBRE 1912

BULLETIN INTERNATIONAL DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER DER AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1913

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR

S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR: *Vacat.*

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,

b) Classe d'Histoire et de Philosophie,

c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Academie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński**,
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

12 stycznia 1913.

Nakładem Akademii Umiejętności.

?, 1913. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

Materyały do histologii ściany przewodu pokarmowego ryb kostnoszkieletowych, ze szczególnem uwzględnieniem elementów elastycznych. — Materialien zur Histologie des Darmtraktus der Knochenfische, mit besonderer Berücksichtigung der elastischen Elemente.

Mémoire

de Mlle ***IRÈNE POGONOWSKA,***

présenté par M. J. Nusbaum m. c. dans la séance du 4 Novembre 1912.

(Planche LX).

Die Verteilung der elastischen Elemente in verschiedenen Organen der Fische war bis nun sehr wenig bekannt. Im Jahre 1911 publizierte ich einen „Beitrag zur Kenntnis des histologischen Baues des Herzens, Conus und Bulbus arteriosus bei den Fischen, mit besonderer Berücksichtigung der elastischen Elemente“ [1]), wo ich die Verteilung und den Bau der elastischen Elemente in diesen Teilen der Zirkulationsorgane näher darzustellen versuchte. Ich beabsichtigte anfangs, diesbezügliche Untersuchungen an den Wandschichten des Darmtraktus bei den Fischen fortzusetzen, da auf diesem Gebiete, insofern es mir bekannt ist, bisher wenig gearbeitet wurde und keine von den mir zugänglich gewordenen Arbeiten über den Bau des Darmtraktus der Fische diese Frage berührt.

Im Zusammenhange mit der Darstellung dieser Verhältnisse mußte ich aber auch eingehender den histologischen Bau der ganzen Darmtraktuswand, insbesondere die Verteilung ihrer einzelnen Schichten behandeln. Ich gebe zuerst die Beschreibung der Histologie der Darmtraktuswand überhaupt und gehe erst dann zu der Struktur und Verteilung der elastischen Elemente in derselben über.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir drei Arten aus der Gruppe der Knochenfische und zwar: *Perca fluviatilis*, *Tinca vulgaris* und

[1]) In der Festschrift für Prof. Dr. J. Nusbaum 1911 (polnisch).

Cobitis fossilis, und ich wählte diese drei Fischarten deshalb, weil sie infolge der scharf ausgeprägten Unterschiede in dem anatomischen wie auch histologischen Bau drei ganz abweichende Typen darstellen.

Was nämlich den Bau des Darmtraktus von *Perca fluviatilis* anbelangt, so steht derselbe auf einer bedeutend höheren Entwicklungsstufe als der der beiden anderen Fische. Bei dieser Art lassen sich folgende Darmabschnitte unterscheiden: Der kurze Ösophagus geht in einen dickwandigen Magen über, in welchem man eine Cardia- und eine Pylorus-Abteilung wie auch einen Blindsack unterscheiden kann; den letzten Darmabschnitt bildet der eigentliche Darm[1]. An der Übergangsstelle zwischen Magen und Darm sehen wir drei fingerartige blinde Anhänge (*Appendices pyloricae*). Hinter der Einmündung dieser Pylorusanhänge bildet der Darm eine lange Schleife und verläuft dann ganz gerade ohne Windungen bis zum After. Der Anfangsteil des Darmes zwischen dem Pylorus und der Schleife ist etwas breiter als der ganze übrige Darm, welcher schon bis zum After eine gleiche Dicke hat. Auf der inneren Oberfläche des ganzen Darmtraktus bildet die Mukosa im Darmlumen eine Reihe von hohen, longitudinalen Falten von verschiedener Zahl und Größe in den einzelnen Abschnitten des Darmkanals. Im Ösophagus sehen wir einige dicke Falten, mit mehreren größeren und kleineren Vertiefungen auf ihrer Oberfläche, so daß sie am Längsschnitte papillös erscheinen. Diese Falten verlaufen ganz parallel und gerade in longitudinaler Richtung durch den ganzen Ösophagus und den Magen. Erst an der Stelle, wo die *Appendices pyloricae* in den Darm einmünden, teilt sich jede von den dicken Falten in mehrere bedeutend dünnere, welche in die *Appendices* und in den eigentlichen Darm übergehen. Hier aber verlaufen die Falten, deren Richtung bis nun ganz geradlinig war, in stark eckigen, aber sehr regelmäßigen Wendungen. Da sie dicht nebeneinander, ganz parallel liegen, so greifen die Windungen derselben eine in die andere ein, so daß auf Längsschnitten die Falten als Zotten erscheinen. Doch in Wirklichkeit kann, wie dies bereits

[1]) Da man mit dem Worte „Darm" entweder den ganzen Darmkanal oder nur dessen Teil hinter dem Magen, bzw. hinter dem Ösophagus (wie bei Cyprinoiden, bei welchen der Magen fehlt), bis zum After, bezeichnet, muß ich, um Zweideutigkeit zu vermeiden, bemerken, daß ich dieses Wort im letzteren Sinne gebrauchen werde.

Oppel[1]) und andere Autoren nachgewiesen haben, von Zotten bei den Fischen keine Rede sein. Alle diese Falten, welche in den Pylorusanhängen und in dem Anfangsteile des eigentlichen Darmes sehr tief in das Lumen hineinragen, werden, je mehr sie sich dem After nähern, immer kleiner, bis sie am Ende des Darmes ganz verschwinden.

Bei *Tinca* ist eine solche Differenzierung wie bei *Perca* nicht vorhanden. Der Darmkanal dieses Fisches bildet ein langes, schlauchförmiges Rohr, welches bei seinem Ausgang aus dem Schlunde am weitesten ist und sich dann allmählich verengt. Der eigentliche Darm bildet in seinem Verlaufe einige Windungen. Bei *Tinca* wie auch bei *Perca* zeigt der Darm bis zu seiner Mündung in den After keine Differenzierung in Dünn-, Dick- und Enddarm. Auf der inneren Oberfläche des Darmkanals ist bei *Tinca* der Verlauf der Falten ein ähnlicher wie bei *Perca*, nur lassen sich beim ersteren Fisch, wie dies bereits A. Pictet[2]) nachgewiesen hat, im Ösophagus, neben den zwölf dicken, geraden, longitudinalen, schon mit unbewaffnetem Auge sichtbaren Falten bei Anwendung einer starken Lupe noch andere wahrnehmen, welche sehr fein sind und zwischen den größeren in derselben Richtung verlaufen. Bei mikroskopischer Untersuchung findet man aber zwischen den letzteren noch viele andere, noch feinere Fältchen. Weil bei *Tinca*, wie überhaupt bei den Cyprinoiden, der Magen vollständig fehlt, gehen die Falten direkt in den eigentlichen Darm über. Dort treten auf jeder derselben auf beiden Seiten dicht nebeneinander zahlreiche kurze laterale Fältchen auf. Die Stelle, wo diese lateralen Fältchen erscheinen, betrachtet Pictet als die Grenze zwischen Ösophagus und dem eigentlichen Darm.

Der Darmkanal von *Cobitis fossilis* ist kurz und verläuft ganz gerade vom Schlunde bis zum After ohne Bildung von Windungen oder Schleifen. Es lassen sich in demselben zwei Abteilungen unterscheiden, und zwar eine kürzere vordere, von etwas weiterem Durchschnitt, die dem Ösophagus und dem Magen entspricht, und eine bedeutend längere hintere, welche etwas enger ist und eine sehr dünne Wand besitzt. Die zweite Abteilung dient dem Fische

[1]) Lehrbuch der vergl. mikr. Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1 u. 2. Jena, 1897.

[2]) Contribution à l'étude histologique du tube digestif des poissons cyprinoides. Extrait de la Revue suisse de Zoologie. T. 17, 1909.

zur Einatmung der atmosphärischen Luft. Bei *Cobitis fossilis* scheint die innere Oberfläche des Darmkanals fast ganz glatt zu sein. Erst unter dem Mikroskop betrachtet, zeigt sie niedrige Erhebungen und Fältchen, aber nur im Bereiche des Vorderdarmes. Die hintere, dünnwandige Abteilung hat eine ganz glatte Oberfläche.

Noch größere Unterschiede zwischen diesen drei Fischarten treten uns bei histologischer Untersuchung der Darmtraktuswand entgegen.

Die Darmtraktuswand der Fische besteht, wie überhaupt bei allen Wirbeltieren, aus drei folgenden Häuten, und zwar 1) aus der Schleimhaut, 2) der Muskelhaut und 3) der Serosa. Die *Tunica propria* und die *Muscularis mucosae* lassen sich nicht bei allen Fischen als individualisierte Gebilde nachweisen. Von den drei von mir untersuchten Fischen fand ich nur bei *Perca* am Ende der Pylorusabteilung und in dem eigentlichen Darm unter dem Epithel eine dünne Lage von Bindegewebe, die *Tunica propria*, und dicht unter derselben eine kleine Schicht glatter Muskelfasern, die *Muscularis mucosae.*

Das Epithel ist ein- oder mehrschichtig, an gewissen Stellen zweireihig. Es besitzt viele Becherzellen. Bei *Perca*, bei welcher sich nur im Magen unter dem Epithel große Drüsenanhäufungen befinden, fand ich in den übrigen Teilen des Darmkanals wie auch in dem ganzen Darmtraktus der zwei anderen Fische keine Drüsen mehr. Das Grundgewebe der Schleimhaut, die sogenannte *Submucosa* besteht aus faserigem Bindegewebe, welches bei *Perca* und *Tinca* fester ist und nur hie und da Lücken enthält. Bei *Cobitis fossilis* besitzt das Bindegewebe infolge seines großen Gefäßreichtums lymphoidalen Charakter.

Die Muskelhaut besteht gewöhnlich aus zwei Schichten, einer längs- und einer ringsverlaufenden, die entweder ausschließlich aus glatten, oder ausschließlich aus quergestreiften Muskelfasern gebildet sind. Eine außerordentlich interessante Ausnahme in dieser Hinsicht finden wir bei *Tinca vulgaris*: außer dem Ösophagus, in welchem nur zwei Schichten von quergestreiften Muskelfasern vorhanden sind, besitzt der ganze übrige Darmkanal, wie es schon Molin bemerkt, vier Muskelschichten, von denen zwei aus glatten und zwei aus quergestreiften Fasern bestehen.

Was die Serosa anbetrifft, so bildet sie bei allen drei Fischarten eine dünne Lage von Bindegewebe.

Die Submucosa entsendet in die Muskelhaut mehrere bindegewebige Fortsätze, welche sich in der Muskelhaut verästeln, die einzelnen Muskelbündel umflechten und sich mit ebensolchen Fortsätzen der Serosa verbinden. Das Bindegewebe der Submucosa bildet zusammen mit den elastischen Elementen, dem intramuskulösen Bindegewebe und der Serosa ein ununterbrochenes Gerüst in der ganzen Darmtraktuswand.

Um die Unterschiede in dem Bau des Darmtraktus dieser drei Fische deutlicher hervorzuheben, will ich alle diese obgenannten Wandschichten in den einzelnen Darmtraktusteilen bei jedem Fische besonders darstellen und mich bei der Beschreibung an dieselbe Ordnung wie in der Einleitung halten.

Bei *Perca* ist der Ösophagus (Fig. 1), wie schon angedeutet wurde, gut differenziert. Auf der inneren Oberfläche der sehr dikken Wand sehen wir mehrere Längsfalten mit einer Reihe von kleineren und größeren papillösen Querfältchen (Fig. 1 *P*). Das Papillenepithel (Fig. 1 *ep*) besteht aus mehreren Schichten, von denen die äußeren vorwiegend aus Becherzellen, dagegen die tiefer gelegenen aus gewöhnlichen, kleineren Zellen gebaut sind. Unter dem Epithel liegt die dicke, aus Bindegewebsfasern gebildete Submucosa (Fig. 1 *sb*). Diese dringt zuweilen sogar in dicken Strängen tief in die Papillen ein. In dem der Ringmuskelschicht näher gelegenen Teil der Submucosa verlaufen zwischen den Bindegewebsbündeln, von denselben allseitig umhüllt, etliche größere Muskelfasernbündel (Fig. 1 *lqm*). Diese Fasern sind quergestreift, von bedeutender Länge und verlaufen ausschließlich in der Längsrichtung.

Weiter nach außen von der Submucosa liegt die etwas breitere Ringmuskelschicht (Fig. 1 *rqm*), welche aus quergestreiften, in größeren und kleineren, dichtgedrängten Bündeln verlaufenden Muskelfasern besteht. Die ihr von außen anliegende Serosa (Fig. 1 *s*) besteht aus einer dünnen Bindegewebslage. Die ganze Ringmuskelschicht ist von einigen von der Submucosa bis zur Serosa verlaufenden Bindegewebsbündeln durchzogen und zerfällt so in größere und kleinere Komplexe. Diese bindegewebigen Septen (Fig. 1 *bs*), welche die Submucosa in gewissen, mehr oder weniger regelmäßigen Abständen in die Ringmuskelschicht entsendet, dringen durch die ganze Schicht bis in die Serosa. Neben diesen größten Septen gibt es noch viele andere, welche nicht bis zur Serosa vordringen, sondern in verschiedener Tiefe frei enden. Ähnliche grö-

ßere und kleinere Septen entsendet auch die Serosa in die Muskelschicht. Alle diese Septen, die großen wie die kleinen, verzweigen sich nach allen Richtungen in immer feinere Bündel, endlich in dünne, erst bei Ölimmersion sichtbare Fäserchen, die immer kleinere Muskelbündel umflechten und auf diese Weise zwischen den großen Septen ein dichtes, bindegewebiges Netzwerk bilden.

An der Übergangsstelle zwischen dem Ösophagus und dem Magen zeigen alle diese Wandschichten gewisse Veränderungen und Modifikationen. Vor allem bildet die Mucosa hier eine bedeutende Verdickung und das mehrschichtige Epithel geht schon auf den letzten, vor dieser Verdickung liegenden Papillen des Ösophagus in ein zweireihiges, auch hier vorwiegend aus Becherzellen bestehendes über. Auch die Submucosa und die mit ihr in Verbindung stehenden quergestreiften Längsmuskelfasern gehen allmählich in die Schichten der Magenwand über. Alle diese im Ösophagus voneinander durch reichliches Bindegewebe gesonderten Muskelbündel vereinigen sich hier und bilden eine Schicht, welche anfangs noch von der Ringschicht der quergestreiften Muskeln durch eine immer dünnere Bindegewebslage getrennt ist, weiter aber ebenfalls immer dünner wird, sich allmählich derselben nähert, schon im Bereiche des Magens mit ihr vollständig vereinigt und nach und nach verschwindet. Auch die Ringmuskelschicht erscheint hier verändert, sie ist hier fast um die Hälfte dünner und an die Stelle der quergestreiften Muskelfasern treten allmählich glatte. Dieser allmähliche Übergang erstreckt sich noch auf den Anfangsteil des Magens.

Schon im Bereich des Ösophagus tritt zwischen der Ringschicht der quergestreiften Muskelfasern und der Serosa eine neue Muskelschicht zum Vorschein. Sie ist bedeutend dünner als die Ringmuskelschicht und besteht aus langen, glatten, längsverlaufenden Muskelfasern. Auf diese Weise setzt sich die Muskelhaut in der Endpartie des Ösophagus, an der Übergangsstelle zum Magen wie auch im Anfangsteil des Magens, aus drei Schichten zusammen, aus einer mittleren dicken Ringschicht und aus zwei bedeutend dünneren Längsschichten. Eine von diesen letzteren, und zwar die zwischen der Ringmuskelschicht und der Submucosa liegende besteht aus quergestreiften Muskelfasern, dagegen die äußere Längsschicht ausschließlich aus glatten Muskelfasern.

Im Magen verschwindet alsbald die quergestreifte Muskulatur und es bleiben in der Wand des übrigen Darmkanals nur zwei

aus glatten Muskeln bestehende Schichten, eine innere, zirkuläre und eine äußere, longitudinale. Dieser Verlauf der Muskelschichten ist, im Gegensatz zum Ösophagus (wo die innere Muskelschicht eine longitudinale, die äußere dagegen eine zirkuläre ist) charakteristisch für den ganzen übrigen Darmkanal.

Die bindegewebigen Septen der Muskelhaut nehmen am Übergang des Ösophagus in den Magen eine mehr longitudinale Richtung an.

Die Serosa bleibt in dem Ösophagus wie auch an der Übergangsstelle in den Magen unverändert.

Wir gehen jetzt zur Beschreibung der Wandschichten des Magens über. Die Falten der Schleimhaut weisen auf ihrer dem Lumen zugekehrten Oberfläche, in kleinen, ziemlich regelmäßigen Entfernungen, kleine, seichte, mit großen, blasigen Zellen ausgekleidete Vertiefungen, „Krypten" auf. Das Oberflächenepithel der Magenschleimhaut ist ein einfaches Zylinderepithel. In seinen Zellen können wir zwei Abschnitte unterscheiden, einen oberen schleimigen und einen unteren plasmatischen, welcher einen Kern enthält. Unter dem Oberflächenepithel finden wir bei diesem Fische zahlreiche, schlauchförmige Magendrüsen, welche sich am Grunde der oben beschriebenen, das Halsstück dieser Drüsen bildenden Krypten öffnen. Diese Drüsen füllen an der Cardia fast das ganze Innere der Falten aus, im Pylorusabschnitte dagegen, dessen Falten höher und schmäler als die der Cardia sind, nur den dem Epithel anliegenden Teil der Mucosa und lassen den zentralen Teil der Falten frei. Dieser letztere enthält ein stark entwickeltes Bindegewebe. Die einzelnen Bindegewebsbündel dringen tief zwischen die Drüsenschläuche ein und bilden dort ein dichtes Netz, welches unter dem Oberflächenepithel endet.

Die Submucosa, die an der Cardia eine beträchtliche Dicke besitzt, wird immer schwächer, je mehr sie sich dem eigentlichen Darm nähert.

Die Muskelhaut im Magen ist dicker als an der Übergangsstelle zwischen dem Ösophagus und dem Magen, erreicht aber nicht die gleiche Dicke wie im Ösophagus. Sie setzt sich aus einer inneren, dicken Ring- und einer äußeren, bedeutend dünneren, aus glatten Muskelfasern bestehenden Längsschicht zusammen. Die bindegewebigen Septen verlaufen in der Muskelhaut des Magens in ähnlicher Weise wie im Ösophagus, sind jedoch dünner und treten auch spär

licher auf. Dagegen sind die zwischen je zwei solchen Septen netzartig verlaufenden Verbindungsleistchen im Magen stärker entwikkelt. Zwischen der Ring- und Längsmuskelschicht findet sich eine dünne Lage des Bindegewebes, welches in die Längsmuskelschicht eindringt und dort kleine Septen und Netzchen bildet.

Was den Bau des eigentlichen Darmes dieses Fisches anbelangt, so finden wir hier folgende Verhältnisse.

Das Darmepithel ist ein gewöhnliches Zylinderepithel mit zahlreichen, zwischengelagerten Becherzellen.

Das Bindegewebe bildet in den Falten nur eine dünne Lage dicht unter dem Epithel (die *Tunica propria*), der von innen eine dünne Schicht von glatten Muskelzellen (die *Muscularis mucosae*) anliegt. Die Submucosa, die schon am Ende des Magens viel von ihrer Dicke verliert, reduziert sich in dem eigentlichen Darm noch stärker bis zu einer dünnen Lage über der Muskelhaut. Die Zahl der bindegewebigen Septen, welche aus der Submucosa in die unter ihr liegende Ringmuskelschicht dringen, nimmt mit der Entfernung von dem Magen ab und ihr Abstand voneinander wird immer größer. Der Dicke der Muskelhaut entsprechend, sind diese Septen in dem Darme beträchtlich kürzer und dünner als im Magen und verästeln sich bedeutend schwächer. Auch im Bereiche der Längsmuskelschicht ist das Bindegewebe in geringerer Menge vorhanden. Die beiden Muskelschichten werden in der Wand des eigentlichen Darmes fast halb so dünn wie im Magen. In dem kleinen Darmabschnitte kurz vor dem After finden wir die Submucosa und das intramuskuläre Bindegewebe stärker entwickelt.

Der histologische Bau des Magenblindsackes und der Pylorusanhänge stimmt mit dem Baue dieser Teile des Darmtraktus, in welche sie einmünden, überein, und zwar der Magenblindsack mit dem des Magens in seiner Pylorusabteilung und die Pylorusanhänge mit dem Bau des Anfangsteiles des eigentlichen Darmes. Die Wand der letzteren ist sehr dünn und bildet an ihrer inneren Oberfläche dünne, hohe Falten, welche so tief in das Lumen hineinragen, daß sie sich in der Mitte fast berühren.

Der Darmtraktus bei *Tinca vulgaris* zeigt, besonders in bezug auf das Verhalten der quergestreiften Muskulatur, Verhältnisse, welche sich von jenen bei *Perca* unterscheiden. Wie schon oben gesagt wurde, zerfällt der ganze Darmtraktus dieses Fisches in ei-

nen kurzen Ösophagus und einen langen, einige Windungen bildenden, eigentlichen Darm.

Der Bau der Wand des Ösophagus entspricht ungefähr dem des Ösophagus der *Perca.*

Das Epithel besteht aus einigen Schichten, von denen die oberen vorwiegend aus Becherzellen aufgebaut sind. In der Submucosa, die bei *Tinca* bedeutend dünner als bei *Perca* ist, finden wir über der Ringmuskelschicht eine dünne Lage quergestreifter Muskelfasern. Die Submucosa, welche wie bei *Perca* aus faserigem Bindegewebe besteht, dringt einerseits in die Falten ein und entsendet anderseits größere und kleinere Septen in die unter ihr gelegene Ringmuskelschicht. Diese besteht aus langen, quergestreiften Muskelfasern, deren Bündel nicht so dicht nebeneinander gedrängt liegen, wie es im Ösophagus von *Perca* der Fall ist. Die bindegewebigen Septen verlaufen in der Ringmuskelschicht schräg, bogenartig zur Serosa, welche sich von der Serosa im Ösophagus von *Perca* in nichts unterscheidet.

An der Übergangsstelle zwischen dem Ösophagus und dem eigentlichen Darm bildet die Schleimhaut eine größere Verdickung mit noch einigen ungleichmäßig dicken Fältchen. Das sie auskleidende Epithel ist von der Seite des Ösophagus noch mehrschichtig, stellenweise zweireihig, an der Darmseite dagegen besteht es schon aus einer Schicht zylindrischer Zellen, zwischen denen sich spärliche Becherzellen befinden. Die Submucosa erreicht hier ihre maximale Dicke.

Der Bau aller bis jetzt beschriebenen Wandschichten ist im großen und ganzen bei den beiden Fischen ganz ähnlich. Erst in der Muskulatur bemerkt man bedeutende Unterschiede: Während bei *Perca* die quergestreifte Längsmuskellage erst im Bereiche des Magens in die Ringschicht übergeht, verliert sich dieselbe bei *Tinca* schon im Ösophagus. Am Übergang zwischen dem Ösophagus und dem eigentlichen Darm sehen wir nur eine Schicht, und zwar die bloß aus quergestreiften Muskelfasern bestehende Ringmuskelschicht.

Der Ösophagus geht direkt hinter der oben beschriebenen Verdickung der Mucosa in den eigentlichen Darm über.

Das die Falten des Darmes auskleidende Epithel ist ein typisches Darmepithel mit anfangs spärlichen Becherzellen, die aber, je mehr sich der Darm dem After nähert, in immer größerer Menge auftreten.

Die Submucosa, welche in der Richtung der Falten nur kleine bindegewebige Fortsätze bildet, ist sehr stark reduziert und bildet in dem ganzen Darm nur eine dünne Lage. Zwischen der Submucosa und der aus quergestreiften Muskelfasern bestehenden Ringschicht erscheinen gleich im Anfangsteil des Darmes, dicht hinter dem Ösophagus, zwei neue Schichten, und zwar eine innere, dikkere Ring- und eine äußere, sehr dünne Längsschicht. Beide bestehen aus glatten Muskelfasern. Von der aus quergestreiften Muskelfasern zusammengesetzten Ringschicht sind sie durch eine dünne Lage von Bindegewebe getrennt. Die quergestreifte Ringmuskelschicht besitzt am Anfang des Darmes die gleiche Dicke wie im Ösophagus. In gewisser Entfernung von dem Ösophagus tritt zwischen den quergestreiften Ringmuskelfasern und der Serosa eine neue, nicht aus glatten, wie bei *Perca*, sondern aus quergestreiften Muskelfasern bestehende Längsmuskelschicht zum Vorschein.

Auf diese Weise besteht die Muskelhaut des Darmes bei *Tinca* aus zwei Schichten mit glatter und aus zwei anderen mit quergestreifter Muskulatur. In dieser Hinsicht bildet *Tinca* eine sonderbare Ausnahme nicht nur unter den Fischen, sondern auch unter allen Wirbeltieren, welche in ihrem Darmkanale, den Ösophagus ausgenommen, nur glatte Muskulatur besitzen.

Der erste, der das Vorhandensein dieser vier Muskelschichten bei *Tinca* histologisch untersuchte, war Molin. Im ersten Teile seiner Abhandlung u. d. T. „Sulle tonache musculari del tubo intestinale del pesce denominato Tinca chrisitis“ [1]) stellt der Autor die Ergebnisse der Untersuchungen seiner Vorgänger auf diesem Gebiete, Reichert und Du Bois-Reymond, zusammen. Diese zwei Forscher betonen zum ersten Mal, daß die Darmmuskulatur bei *Tinca* eine andere als bei anderen Fischen und auch bei allen Wirbeltieren sein muß; sie fanden nämlich, daß der Darm dieses Fisches sich bei Einwirkung des elektrischen Stromes in ganz ähnlicher Weise verhält wie Organe mit quergestreifter Muskulatur. Auf Grund dieser und noch anderer Untersuchungen gelangten sie zu dem Resultat, daß in dem Darm von *Tinca* außer glatten auch quergestreifte Muskelfasern auftreten.

In dem zweiten Teile dieser Arbeit teilt Molin die Ergebnisse

[1]) In den Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Math.-natur. Kl. Bd. 5, J. 1850.

seiner histologischen Untersuchungen über den Darmtraktus von *Tinca chrysitis* mit. Der ganze Darmtraktus, mit Ausnahme des nur quergestreifte Muskelfasern besitzenden Ösophagus, enthält zwei Schichten glatter und zwei Schichten quergestreifter Muskelfasern. Die Anordnung dieser vier Schichten ist folgende: unter der Submucosa verlaufen die glatten Muskelfasern in einer inneren Ring- und einer äußeren Längsschicht. Darunter liegen zwei Schichten von quergestreiften Muskelfasern: eine innere zirkuläre und eine äußere longitudinale.

Da Molin sich lediglich darauf beschränkte festzustellen, daß im Darme von *Tinca* neben glatten auch zwei Schichten quergestreifter Muskelfasern auftreten, werde ich an dieser Stelle meine eigenen Beobachtungen über das gegenseitige Verhältnis dieser vier Muskelschichten im Bereich des ganzen Darmes von *Tinca vulgaris* darstellen. Ich habe schon das Verhalten der quergestreiften und der glatten Muskulatur in dem Darmkanale bis zur Stelle, wo alle vier Muskelschichten zusammen auftreten, dargestellt. Wir haben hier folgendes Bild (Fig. 2):

Unter der Submucosa (Fig. 2 *sb*) liegt eine Ringschicht (Fig. 2 *rgm*) und außerhalb dieser eine sehr dünne Längslage (Fig. 2 *lgm*) von glatten Muskelfasern. Nur durch eine dünne Bindegewebslage von ihnen getrennt, verlaufen die quergestreiften Muskelfasern in einer inneren Ring- (Fig. 2 *rqm*) und einer äußeren Längsschicht (Fig. 2 *lqm*). Die letzteren zwei Muskelschichten sind auch voneinander durch eine dünne Bindegewebslage abgegrenzt. In jede dieser Muskelschichten dringt eine größere oder kleinere Anzahl von Bindegewebsbündeln in Form von Septen ein, welche sich in den Schichten mehr oder weniger verästeln.

In engem Zusammenhange mit diesen bindegewebigen Septen stehen die Veränderungen, welche in dem gegenseitigen Verhältnis der vier Muskelschichten hervortreten; je mehr sich nämlich der Darm dem After nähert, desto zahlreicher und dicker werden die Septen, besonders in der aus quergestreiften Muskelfasern bestehenden Ringschicht. Außer den Bindegewebsfibrillen besitzt jedes Septum in dieser Ringmuskelschicht auch glatte Muskelfasern. Je dicker die Septen sind, desto zahlreicher treten innerhalb derselben auch glatte Muskelfasern auf, so daß sie kurz vor dem After die Anzahl der Bindegewebsfibrillen stark überwiegen. Allmählich senkt sich die Lage von glatten Muskelfasern immer tiefer, so daß sie schließlich

zwischen die Ring- und Längsschicht der quergestreiften Muskelfasern zu liegen kommt und dort eine neue Längslage von glatten Muskeln bildet. Auf diese Weise umschließen die glatten Muskeln (obere Ringschicht, Muskelfasern der Septen und die neue untere Längslage) allseitig die immer spärlicher werdenden Komplexe der quergestreiften Muskulatur. Die neue Längsmuskelschicht nimmt stets an Dicke zu, indem sie die über und unter ihr gelegenen, gleichzeitig an Stärke abnehmenden Muskelfasernlagen nach und nach verdrängt.

Dicht vor dem After bietet die Darmwand folgendes Bild. Unter der Submucosa sehen wir eine dicke Muskelhaut, welche aus einer inneren, stark ausgebildeten Ringschicht und einer äußeren, engeren Längsschicht zusammengesetzt ist. Die beiden Schichten bestehen aus glatten Muskelfasern, nur hie und da verlaufen zwischen ihnen kleine Bündel von quergestreiften Muskelfasern, welche endlich auch ganz verschwinden.

Die Submucosa, welche, je mehr sich der Darm dem After nähert, immer stärker wird, bildet in der unter ihr gelegenen Ringschicht von glatten Muskeln zahlreiche sich sehr stark verästelnde Septen.

Betrachten wir jetzt den Bau der Darmtraktuswand des dritten hier berücksichtigten Fisches, *Cobitis fossilis.* Die seltsame Lebensweise dieses Fisches, besonders sein Vermögen, an wasserlosen Stellen zu verweilen und atmosphärische Luft einzuatmen, erregten großes Interesse. Da nun dieser Fisch die atmosphärische Luft mittels des Darmtraktus und besonders mittels der hinteren dünnwandigen Abteilung desselben einatmet, wurde eben sein Darmkanal schon oft zum Objekt von Untersuchungen gewählt.

Zuerst untersuchte Budge[1]) im Jahre 1847 die Muskulatur des Darmtraktus von *Cobitis fossilis.* Nach ihm besitzt der vordere Teil des Darmtraktus, d. h. der sehr kurze Ösophagus und der längere Magen eine quergestreifte Muskulatur, welche aus einer inneren Ring- und einer äußeren Längsschicht besteht. In dem ganzen übrigen Teil des Darmtraktus findet dieser Forscher schon ausschließlich glatte Muskelfasern, und diese sind in zwei Schichten, von denen die innere rings, die äußere längs verläuft, angeordnet.

[1]) Die Arbeit Budge's u. d. T. „Quergestreifte Muskelfasern im Magen von *Cobitis fossilis*“ ist mir nur aus Leydig's Abhandlung [S. 1149: [1])] bekannt.

Die von Budge gewonnenen Ergebnisse wurden von Leydig Edinger und Lorent bestätigt.

Leydig[1]) entdeckte in dem Magen von *Cobitis* außer den von Budge beschriebenen zwei Schichten von quergestreiften Muskeln noch eine zwischen der Submucosa und der Ringschicht liegende Schicht. Diese setzt sich aus glatten, in zirkulärer Richtung verlaufenden Muskelfasern zusammen. Außerdem stellt uns Leydig auch seine Untersuchungen über die Mucosa des Darmtraktus von *Cobitis* dar. Er beschreibt, daß die Mucosa im Bereich des Magens dicht nebeneinander stehende Fältchen bildet, welche immer niedriger werden und sich gegen das Ende des Magens ganz verlieren. Das diese Fältchen auskleidende Epithel besteht aus mehreren Zellenformen: in der Tiefe finden sich schmale Zellen mit länglichen Kernen, die oberen Schichten bestehen aus rundlichen Zellen, zwischen denen sich einzelne größere Körper, sogenannte Schleimzellen befinden. Noch zahlreicher findet er die letzteren in dem dünnwandigen Darm, mit welchem der Fisch die atmosphärische Luft atmet. In diesem Abschnitte dringen auch die Kapillaren bis an die Oberfläche des Darmlumens. In dem dünnwandigen Darm fand Leydig kein Epithel.

Auch Edinger[2]) stellt das Vorhandensein des Epithels in dem dünnwandigen Darm von *Cobitis fossilis* in Abrede. In dem Anhang zu seiner Arbeit „Über die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres" finden wir folgende Beschreibung: „Gegen Ende des Vorderdarmes werden die Wälle der Mucosa niedriger, das Epithel findet sich nur noch in einigen wenigen Krypten und schwindet endlich ganz". Mit bezug auf diese Ergebnisse nimmt Edinger an, daß die Resorption unter hohem Luftdruck innerhalb des Darmes direkt in das Blut der Kapillaren stattfindet, und stellt hiemit das Vorhandensein von Chylusgefäßkrypten bei *Cobitis* in Abrede.

Diesen Ansichten tritt Lorent[3]) in seiner Arbeit „Über den Mitteldarm von *Cobitis fossilis*" entgegen. Er untersuchte den Darmtraktus von *Cobitis fossilis* besonders in bezug auf den Bau des

[1]) Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger (*Cobitis fossilis)* in Joh. Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1853.

[2]) In Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 13, 1876.

[3]) In: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 15, 1878.

Epithels. Bei Anwendung von spezifischen Methoden, wie Silberinjektion und andere, stellte er auch im ganzen Darm das Vorhandensein des Epithels fest, welches aber wegen der dasselbe umflechtenden Kapillarnetzchen sehr schwer wahrzunehmen ist. Diesem Umstande schreibt Lorent die Tatsache zu, daß seine Vorgänger das Epithel in der dasselbe umfassenden Kapillarmasse nicht wahrnehmen konnten und der Meinung waren, daß der Darm dieses Fisches des Epithels vollständig entbehrt. Außer diesen speziellen Untersuchungen beschreibt Lorent ganz kurz auch den Bau des Darmtraktus und seine Lage bezüglich der anderen Organe. Er teilt den ganzen Darmtraktus in vier folgende Abschnitte: 1) einen kurzen, relativ engen Ösophagus, 2) den zylindrischen, dickwandigen Magen, 3) den dünnwandigen Mitteldarm und 4) das kurze Rectum.

Die Mucosa zeigt an ihrer inneren Oberfläche nur Längsfalten, die ein System von Fältchen und Erhebungen bilden. Am Anfang des Mitteldarmes finden sich noch ähnliche Fältchen, dann aber wird die Oberfläche mehr glatt. Was den mikroskopischen Bau anbelangt, so bestätigt Lorent die Untersuchungen von Budge und Leydig bezüglich der Muskulatur der Darmwand und des Bindegewebes, welch letzteres wegen der zahlreichen in ihr eingeschlossenen lymphoiden Körper einen adenoiden Charakter besitzt.

Zur Vervollständigung dieser Angaben von Lorent über den Bau des Darmkanals bei *Cobitis fossilis*, die ich vollständig bestätigen kann, seien mir noch einige Bemerkungen über die Beschaffenheit der Submucosa gestattet.

Im Vorderdarm (Ösophagus und Magen) bildet sie eine ziemlich dicke, aus etwas lockerem Bindegewebe bestehende Schicht mit größeren und kleineren Blutgefäßen zwischen den Bindegewebsbündeln. Die Anzahl der Blutgefäße wird immer größer, je mehr sich der Magen dem Darm nähert. Die Submucosa entsendet einerseits breite, tief in die Falten eindringende, bindegewebige Fortsätze, anderseits geht sie in die unter ihr liegende Muskelhaut in Form von schmalen Septen über. Diese Septen reichen zuweilen bis zur Serosa.

Der darauf folgende Darm (Fig. 3) ist bis zum After sehr arm an Bindegewebe. Nur in einem der Muskelhaut anliegenden Teil finden sich mehrere regelmäßig in Längs- und Ringrichtung verlaufende Bindegewebsbündel. Die übrige Submucosa (Fig. 3 *sb.*) ist

bis zu dem Oberflächenepithel mit Blutkapillaren und Blutkörperchen gefüllt, welche in das Epithel hineindringen und einzelne Zellen oder ganze Komplexe derselben umflechten. Im Bereiche der Submucosa verlaufen zwischen den Gefäßen hie und da einzelne lokkere Bindegewebsfasern in verschiedenen Richtungen. Auch in der Muskelhaut ist das Bindegewebe spärlich entwickelt.

In dem von Lorent als Rectum bezeichneten Darmabschnitte tritt das Bindegewebe in etwas größerer Menge auf. Die Mucosa bildet hier kleine Wellen.

Wir gehen zu der Struktur und der Lokalisation der elastischen Elemente in den Wandschichten der einzelnen Abschnitte des Darmtraktus der betreffenden drei Fische über. Die elastischen Elemente treten bei allen behandelten Arten in Form von isolierten Fasern von verschiedener Länge und Dicke auf. Wir haben nämlich in der Darmtraktuswand dieser Fische alle möglichen Übergangsformen von dicken, langen, schon unter schwacher Vergrößerung deutlich auftretenden Fasern bis zu unmeßbar dünnen, kurzen, erst unter Ölimmersion sichtbaren Fäserchen.

Schon an dieser Stelle muß ich bemerken, daß alle diese Arten von elastischen Fasern nur im Darmtraktus von *Perca* und *Tinca* auftreten, dagegen bei *Cobitis fossilis*, deren Darmkanal überhaupt eine minimale Anzahl von elastischen Elementen besitzt, nur erst unter Ölimmersion sichtbare Fäserchen vorhanden sind. Alle diese Fasernarten können nebeneinander auftreten, doch ist das Vorhandensein gewisser Arten an genau bestimmte Darmtraktusabschnitte gebunden: die langen, dicken elastischen Fasern treten nur im Ösophagus von *Perca* und *Tinca* auf, dagegen fehlt diese Fasernart in dem übrigen Darmtraktus dieser Fische wie auch im ganzen Darmkanal von *Cobitis*. Das Auftreten der elastischen Elemente steht, wie übrigens überall, auch im Bereiche des Darmtraktus in engem Zusammenhange mit dem Auftreten des Bindegewebes, so daß wir sie in allen Schichten der Darmtraktuswand mit Ausnahme des Epithels finden.

Was den Verlauf der elastischen Fasern anbelangt, so können wir hier folgende drei Hauptrichtungen unterscheiden: 1) eine longitudinale, 2) eine zirkuläre und 3) eine radiale Richtung.

Um die gegenseitigen Verhältnisse zwischen den elastischen Ele-

menten und den übrigen, die Darmtraktuswand aufbauenden Geweben klarer hervortreten zu lassen, will ich genau die Art und Weise der Verteilung der elastischen Fasern in den einzelnen Wandschichten des Darmtraktus schildern.

Ich fange mit der Beschreibung dieser Verhältnisse bei *Perca* an.

Am stärksten sind hier die elastischen Elemente in dem Ösophagus entwickelt. Es treten da alle Fasernarten nebeneinander auf. Das Epithel des Ösophagus wie überhaupt des ganzen Darmtraktus entbehrt vollständig der elastischen Elemente. Dagegen treten diese in großer Menge in allen übrigen Wandschichten auf.

In der Submucosa (Fig. 1. *ef.*) finden wir viele elastische Fasern von verschiedener Größe und Dicke, die in allen, aber hauptsächlich in der longitudinalen und der zirkulären Richtung verlaufen. Neben den langen, dicken, längsverlaufenden elastischen Fasern, welche sich gewöhnlich in den der Ringmuskelschicht anliegenden Bindegewebspartien anhäufen. verlaufen in der ganzen Submucosa zahlreiche Fasern, von denen die einen dick, aber kurz, andere zuweilen sehr lang, aber dünn und noch andere, — und die Zahl derselben ist am größten, — von mittlerer Länge und Dicke sind. Auch treten in dieser Schicht die erst unter Ölimmersion sichtbaren, feinen, elastischen Fäserchen auf.

Bezüglich der Richtung ist zu bemerken, daß die Anzahl der längsverlaufenden Fasern die der ringsverlaufenden weitaus überwiegt. Nur in dem Bindegewebe der Papillen fehlen die ersteren vollständig, sondern es sind hier zirkuläre und zentripetale Fäserchen vertreten. Meist findet man in dem Bindegewebe der Papillen nur spärliche, vorwiegend dünne und kurze elastische Fäserchen und nur stellenweise in den größeren Papillen unzählige, zwar dünne, jedoch ziemlich lange, leicht gebogene Fasern. Über der Ringmuskelschicht verlaufen in der Submucosa zahlreiche lange und dicke elastische, meist längsverlaufende Fasern. Die zirkulären Fasern sind hier nur spärlich vorhanden; nur an Stellen, an welchen das Bindegewebe der Submucosa in die Ringmuskelschicht eindringt, treten sie in größerer Zahl auf. Dem Bindegewebe folgend, dringen auch die elastischen Fasern in die Ringmuskelschicht ein. Besonders die Septen sind reichlich damit versehen. In den größeren Septen verlaufen die langen, dicken elastischen Fasern in einer äußeren Lage (Fig. 4), das Innere der Septen ist dagegen von dünneren und kürzeren Fasern erfüllt. Die kleineren Septen, welche nicht bis

zur Serosa reichen, sondern sich in der Ringmuskelschicht verlieren, besitzen auch zahlreiche größere und kleinere, unregelmäßig verteilte elastische Fasern, die sich aber untereinander vermischen. Im Bereich der Septen verlaufen fast alle elastischen Fasern in radialer Richtung von der Submucosa zu der Serosa. Nur hie und da finden sich auch zirkuläre Fasern. In die Verästelungen der Septen dringen nur dünne und kleine elastische Fäserchen hinein. Die Serosa endlich besitzt eine große Menge dicker, verschieden langer, elastischer Fasern, die fast ausschließlich in zirkulärer Richtung verlaufen. Längsverlaufende Fasern sind hier nur sehr spärlich vorhanden.

An der Übergangsstelle zwischen dem Ösophagus und dem Magen verhalten sich die elastischen Elemente etwas anders. Im Bereich der Submucosa reduziert sich die Anzahl derselben bedeutend. Auch werden die einzelnen elastischen Fasern hier dünner als im Ösophagus und verlaufen fast ausschließlich in zirkulärer Richtung, nur hie und da lassen sich auch longitudinale Fasern wahrnehmen. Nur in der Bindegewebslage, welche die Bündel der längsverlaufenden quergestreiften Muskelfasern von der Ringmuskelschicht abgrenzt, finden wir eine größere Anzahl längerer und dickerer, zum größten Teil längsverlaufender elastischer Fasern. In der Ringmuskelschicht der Übergangsstelle verhalten sich die elastischen Elemente ähnlich wie im Ösophagus. In der Serosa ist die Beschaffenheit der elastischen Fasern ganz gleich wie im Ösophagus.

Im Magen sind die elastischen Elemente schwächer als im Ösophagus entwickelt. Die ganze Submucosa, mit Ausnahme einer dünnen Lage über der Ringmuskelschicht, besitzt kleine, unter stärkerer Vergrößerung jedoch deutlich sichtbare elastische Fasern. Nur in der oben erwähnten schmalen Bindegewebslage sehen wir eine größere Anzahl längerer und dickerer elastischer Fasern, welche dicht an der Ringmuskelschicht in einem schmalen Streifen angeordnet sind. An den Stellen, an welchen die Submucosa die bindegewebigen Septen in die Ringmuskelschicht entsendet, verliert sich dieser Streifen, weil die ihn aufbauenden Fasern von beiden Seiten in diese Septen übergehen, wo sie in radialer Richtung verlaufen. In der zwischen der Ring- und der Längsmuskelschicht gelegenen Bindegewebslage und zwischen den Bündeln der Längsmuskelfasern sind die elastischen Elemente spärlich entwickelt. In den

Magenfalten treten infolge stärkerer Bindegewebsentwicklung die elastischen Fasern in größerer Anzahl als in den Papillen des Ösophagus auf. Obwohl die Serosa des Magens bedeutend dünner als die des Ösophagus ist, besitzt sie ebenfalls zahlreiche starke elastische, hauptsächlich in zirkulärer Richtung verlaufende Fasern. Die longitudinalen Fasern sind hier in geringer Menge und nur an gewissen Stellen, besonders da wo die bindegewebigen Septen in das Bindegewebe der Serosa übergehen, vorhanden.

In dem eigentlichen Darm sind die elastischen Elemente schon nur sehr spärlich entwickelt. So besitzt die Submucosa, welche hier durch eine dünne bindegewebige Schicht vertreten ist, nur dünne und kurze, in verschiedenen Richtungen verlaufende elastische Fäserchen, von denen ein Teil erst unter Ölimmersion sichtbar wird. Solche zarte, elastische Fäserchen verlaufen in radialer Richtung in den Falten. Zahlreicher finden sich die elastischen Fasern in den bindegewebigen Septen der Ringmuskelschicht, wo sie zuweilen von beträchtlicher Länge sind. Sie verlaufen hauptsächlich in radialer Richtung, es finden sich jedoch inmitten der Septen auch spärliche Ringfäserchen. Auch in der Längsmuskelschicht verlaufen, vorwiegend in der Richtung der Muskelfasern, zarte elastische Fäserchen. In dem hinteren Abschnitte des Darmes, kurz vor dem After, nehmen die elastischen Elemente an Zahl zu. Sie treten zwar auch hier in Form von dünnen und kurzen Fäserchen auf, doch ist ihre Anzahl in den einzelnen Wandschichten dieses Abschnittes und besonders in der Submucosa im Verhältnis zu dem ganzen eigentlichen Darm eine bedeutend größere. Diese Vermehrung der elastischen Elemente steht in engem Zusammenhange mit der stärkeren Entwicklung des Bindegewebes in diesem Darmabschnitte. Am reichlichsten treten die elastischen Fäserchen in der Submucosa, und zwar in ihrem der Muskelschicht anliegenden Teile auf. Sie verlaufen ordnungslos, jedoch vorwiegend in longitudinaler und zirkulärer Richtung. In den Falten finden sich neben radialen auch zirkuläre elastische Fäserchen.

Der Magenblindsack und die Appendices pyloricae stimmen wie in allen den Bau ihrer Wand betreffenden Punkten, auch in bezug auf die elastischen Elemente mit den Darmtraktusabschnitten überein, in welche sie einmünden.

Alle Formen der elastischen Fasern, welche wir in dem Darmtraktus von *Perca* unterschieden haben, treten auch in der Darm-

traktuswand von *Tinca* auf und verlaufen in drei uns schon bekannten Richtungen. Am zahlreichsten finden sich die elastischen Elemente im Bereich des Ösophagus. In der Submucosa sind sie in gleicher Weise wie bei *Perca* verteilt, und zwar sehen wir in dem der Ringmuskelschicht anliegenden Teile der Submucosa die langen, dicken elastischen Fasern, die vorwiegend in der Längsrichtung verlaufen; in dem Bindegewebe der Papillen treten zarte, radiale und spärliche zirkuläre elastische Fäserchen auf. Die übrige Submucosa besitzt zahlreiche, mittelmäßig dicke und lange elastische Fasern, zwischen denen jedoch auch viel dickere und längere Fasern spärlich verlaufen.

Im Bindegewebe der Ringmuskelschicht finden sich zahlreiche dicke und lange, gerade oder leicht gebogene elastische Fasern, welche teils schräg, teils longitudinal zwischen den Muskelbündeln verlaufen. In den Verästelungen des Bindegewebes treten schon sehr zarte elastische Fäserchen auf.

An der Übergangsstelle zwischen dem Ösophagus und dem Darm finden sich in der Submucosa fast ausschließlich die zirkulär verlaufenden elastischen Fasern. Die längsverlaufenden treten hier in verschwindend kleiner Anzahl auf. Ähnlich verhalten sich die elastischen Elemente noch in dem Anfangsteile des Darmes, bald aber treten die longitudinalen elastischen Fasern wieder in überwiegender Anzahl auf. Betrachten wir einen Längsschnitt durch den Darm in der Gegend, wo schon alle vier Muskelschichten vorhanden sind (Fig. 2), so finden wir in der Submucosa nur kurze, dünne, längs- und ringsverlaufende elastische Fäserchen. Etwas dickere aber vorwiegend längsverlaufende elastische Fäserchen finden sich in der zwischen den Schichten der glatten und der quergestreiften Muskelfasern gelegenen Bindegewebslage. Das Bindegewebe, das sich in den Schichten der glatten Muskeln befindet, besitzt spärliche und dünne elastische Fäserchen. Eine größere Anhäufung derselben treffen wir dann wieder in den Bindegewebssepten im Bereiche der quergestreiften Ringmuskelschicht. Die zwischen der Längs- und der Ringschicht von quergestreiften Muskelfasern sich befindende dünne Bindegewebslage besitzt nur eine kleine Anzahl dünner und kurzer, längsverlaufender, elastischer Fäserchen, welche samt den Bindegewebsbündeln in die darunter gelegene Längsschicht quergestreifter Muskelfasern eindringen. In der Serosa treten die elastischen Elemente in Form zahlreicher, dicht nebeneinander gelegener

dünner und kurzer Fäserchen auf. In dem hinteren Darmabschnitte, wo die Submucosa sehr stark entwickelt ist, sehen wir eine große Anhäufung von elastischen Elementen, welche hier so zahlreich auftreten, daß sie unter schwacher Vergrößerung als ein dichtes Netzwerk erscheinen.

Am spärlichsten sind die elastischen Elemente in dem Darmtraktus von *Cobitis fossilis* entwickelt. Wir finden bei diesem Fische ausschließlich die feinsten, erst unter Ölimmersion sichtbaren Fäserchen. In dem vorderen Abschnitte des Darmtraktus, wo die Submucosa aus etwas festerem Bindegewebe besteht, besonders im Bereiche der Blutgefäße, treten sie zahlreicher hervor. In dem übrigen Darmtraktus, wo die Submucosa lymphoidalen Charakter aufweist, sind sie kaum wahrnehmbar. Auch im Bereiche der Muskulatur treffen wir nur hie und da vereinzelte elastische Fäserchen.

Über das technische Verfahren, dessen ich mich bediente, will ich bloß bemerken, daß mir unter allen von mir gebrauchten Konservierungsmitteln, und zwar Carnoy'sche, Zenker'sche Flüssigkeit, Sublimat mit 5%-igem Eisessig und reines Sublimat, das letztgenannte die besten Erfolge gab. Von den zur Färbung der elastischen Elemente angewendeten Methoden erwies sich die Modifikation der Weigert'schen Resorzinfuchsin-Methode nach Pranter als die zweckmäßigste. Zum Studium der Struktur der Muskel- und Bindegewebselemente bediente ich mich der gewöhnlichen Farbstoffe, wie Hämalaun nach Rawitz, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Eosin und Van Gieson's Säurefuchsin-Pikrinsäure.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Prof. Dr. Josef Nusbaum, wie auch seinem Assistenten Herrn Dr. Rudolf Weigl, für die Anregung, Leitung und mannigfache Unterstützung, die sie mir während dieser Arbeit zuteil werden ließen, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

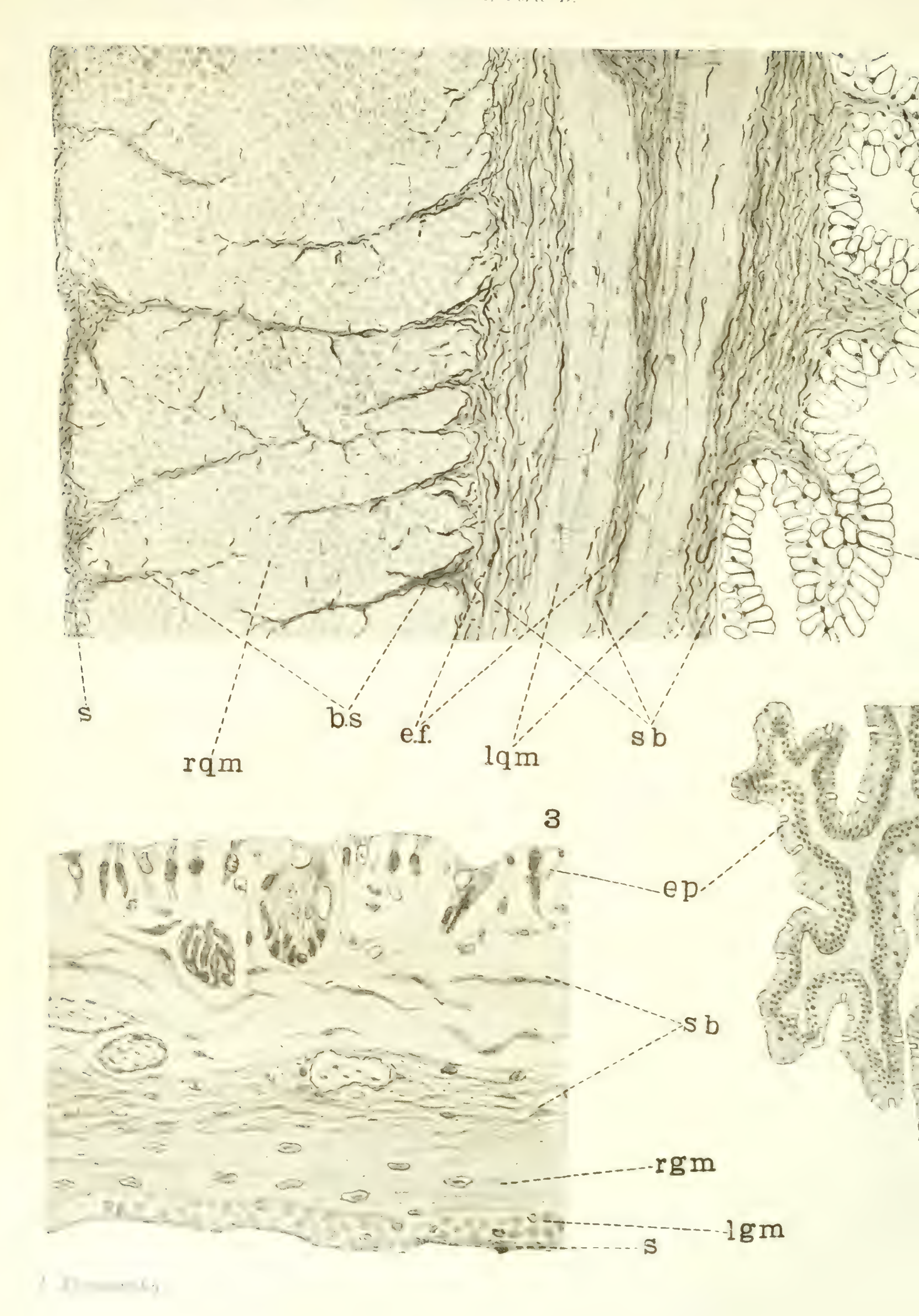
(Aus dem Zoolog. Instit. d. Univ. Lemberg).

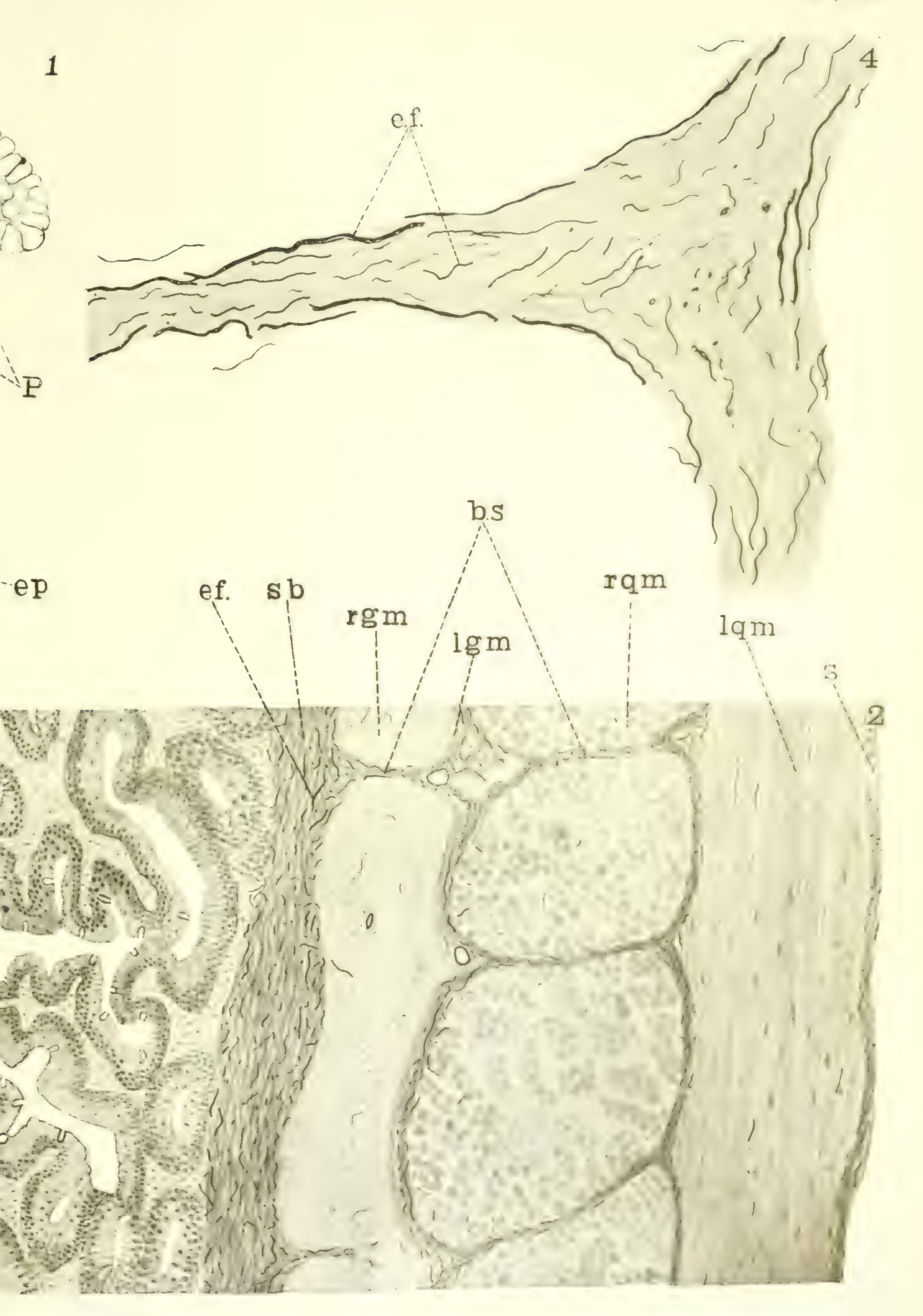
Erklärung der Abbildungen. Tafel LX.

Zeichenerklärung.

P. — Papille.

sb. — Submucosa.


s
b.s
e.f.
rqm
lqm
s b
3
ep
s b
rgm
lgm
s


1
4
e.f.
P
b.s
ep
ef.
sb
rgm
lgm
rqm
lqm
s
2

ep. — Epithel.
lqm. — Längsverlaufende quergestreifte Muskelfasern.
rqm. — Ringsverlaufende quergestreifte Muskelfasern.
bs. — Bindegewebiges Septum.
s. — Serosa.
lgm. — Längsverlaufende glatte Muskelfasern.
rgm. — Ringsverlaufende glatte Muskelfasern.
e. f. — Elastische Fasern.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Ösophagus von *Perca fluviatilis* (Reichert's Ok. 4, Syst. 3, Zeichenapparat Abbe, Objekttischhöhe).

Fig. 2. Längsschnitt durch den eigentlichen Darm von *Tinca vulgaris.* (Reichert's Ok. 4, Syst. 3, Zeichenapparat Abbe, Objekttischhöhe).

Fig. 3. Querschnitt durch den eigentlichen Darm von *Cobitis fossilis,* unmittelbar vor dem After. (Reichert's Ok. 4, Syst. 5, Zeichenapparat Abbe, Objekttischhöhe).

Fig. 4. Ein stark vergrößerter Teil eines bindegewebigen Septums aus dem Ösophagus von *Perca fluviatilis.* (Reichert's Ok. 4, System $^1/_{12}$ hom. Immers., Zeichenapparat Abbe, Objekttischhöhe).

Die Präparate wurden in reinem Sublimat konserviert und mit Resorzinfuchsin nach Pranter und mit Van Gieson's Säurefuchsin-Pikrinsäure gefärbt.

Krytyczny przegląd roślinności Galicyi. Część XXVI. — *Revue critique de la flore de Galicie. XXVIe partie.*

Note

de M. **HUGO ZAPAŁOWICZ** m. c.

présentée dans la séance du 4 Novembre 1912.

L'auteur décrit les espèces des genres *Erophila, Petrocallis* et *Hesperis*. Nous reproduisons la description de la nouvelle espece:

Hesperis pontica m. Exempla duo florentia 60—70 cm alta, caulis erectus simplex cum foliis aeque ac pedicellis pilis albis omnibus etiam in margine foliorum simplicibus nec furcatis brevibus longisque rigidulis et praeterea pilis longissimis tenuissimis laniformibus subdensis hirsuto lanatus; folia tenuia mollia oblonga suprema lanceolata denticulata nonnulla per partes integra acuminata; sepala obtusiuscula sub apice callosa et pilis longis barbata 8·5 mm longa 3 mm lata inaequalia anteriora obovato cuneata lateralia basi saccata oblonga; petala lilacina 15·5—17 mm longa 4—5 (5·5) mm lata, lamina ovalis apice rotundata vel vix apiculata in unguem calycem paulo excedentem contracta, antherae 4 mm longae, ovarium glabrum. Siliquae?

Cetera ut in H. matronali, a qua indumento sublanato, pilis omnibus simplicibus, foliis angustioribus, sepalis manifeste maioribus, laminis petalorum angustioribus ovalibusque et statione austr. orientali distinguitur.

In „silvis inundatis“ ad Tyram prope Tyraspolim a J. Paczoski 22. V 1904 cum annotatione „rara“ lecta et H. matronali subiuncta.

O wiązaniu dwuchwytników przez czerwone ciałka krwi. — Über Bindung der hämolytischen Ambozeptoren durch rote Blutkörperchen.

Mémoire

de M. J. DUNIN-BORKOWSKI et M. GIESZCZYKIEWICZ.

présenté par M. N. Cybulski m. t. dans la séance du 4 Novembre 1912.

Die Theorien der Bindung der hämolytischen Ambozeptoren durch rote Blutkörperchen spielen eine hervorragende Rolle in der Gesamtheit der Immunitätslehre. Die Ambozeptorbindung ist dabei auch eine der wichtigsten Methoden der Analyse und Entfernung der Hämolysine. Vom Mechanismus dieser Reaktion wissen wir aber noch wenig Bestimmtes. Wir besitzen über diesen Gegenstand bis jetzt äußerst wenig exakte quantitative Untersuchungen. Eigentlich gibt es hierüber nur eine einzige Arbeit von Arrhenius und Morgenroth[1]), in welcher die Menge des gebundenen Ambozeptors als Funktion der Konzentration geprüft wird. Auf Grund eines verhältnismäßig spärlichen Materials kommen die Verfasser zu dem Ergebnis, daß die Bindung des Ambozeptors nach dem Gesetz der Absorption erfolgt. Da sich aber die Absorptionstheorie von Arrhenius mit den experimentellen, die hämolytische Wirkung der anorganischen Substanzen betreffenden Daten[2]) nicht in Einklang bringen ließ, hielten wir es für umso mehr angezeigt, die Bindung der hämolytischen Ambozeptoren durch rote Blutkörperchen einer exakten und gründlichen Prüfung zu unterziehen.

Zu den Versuchen verwendeten wir als Antigen die roten Blutkörperchen des Rindes nach dreimal wiederholter Auswaschung mit physiologischer Kochsalzlösung. Nach genauer Zentrifugierung wurde

[1]) Arbeiten d. K. Gesundh. Bd. 20, S. 10. Arrhenius, Immunochemie, S. 97

[2]) J. Dunin-Borkowski: Bull. Internat. de l'Academie des Sc. de Cracovie, 1910, S. 609.

die überstehende Flüssigkeit abpipettiert und eine 5%-ige Aufschwemmung in physiologischer Kochsalzlösung bereitet. Als Ambozeptoren dienten uns Sera von Kaninchen, welche mit Rindererythrozyten immunisiert waren; zwecks Aufbewahrung wurde die Mehrzahl der Sera im Vakuum über Schwefelsäure bei 37° getrocknet und im festen Zustande aufgehoben; erst unmittelbar vor dem Experimente wurde davon ein bestimmtes Quantum abgewogen und in physiologischer Kochsalzlösung aufgelöst. Gegen Ende der Versuche wurde auch mit Seren experimentiert, welche fest gefroren in „Frigo“ aufgehoben waren.

Die Absorptionsversuche wurden bei konstantem Volum von zunächst 3, später von 5 und 10 cm³ angestellt. Die verschiedenen Serummengen wurden mit gleicher Menge Blutkörperchen gemischt und auf das konstante Volum aufgefüllt. Die Röhrchen blieben eine Stunde in Zimmertemperatur stehen, dann wurden die Blutkörperchen mit der Zentrifuge von der Flüssigkeit getrennt, und hierauf der Gehalt der letzteren an Ambozeptor bestimmt. Als Komplement diente uns frisches Meerschweinchenserum. Besonderes Gewicht wurde auf eine genaue Bestimmung der Ambozeptoreinheit gelegt, als welche uns die Menge diente, welche 1 cm³ einer 5%-igen Blutkörperchenaufschwemmung unter Mitwirkung von 0·1 Komplement in 2 Stunden bei 37° in der konstanten Menge von 3 cm³ löste.

Es möchte auf den ersten Blick scheinen, daß solche Bestimmungen leicht auszuführen sind, indessen begegnen wir dabei mannigfachen Schwierigkeiten. Nehmen wir an, daß wir eine Reihe von Versuchen anstellen und hiezu 0·1, 0·2, 0·3, 0·4 des zehnfach verdünnten Ambozeptors wählen. Wenn wir eine komplette Lösung im zweiten Röhrchen finden, dann sagen wir, daß 1 cm³ unseres unverdünnten Serums 50 Ambozeptoreinheiten enthält. Es ist aber möglich, daß die komplette Lösung im ersten Röhrchen fehlen kann, aber schon bei Anwendung von 0·15 Ambozeptor eintritt; dann wird 1 cm³ 66 Einheiten enthalten. Es folgt daraus, daß der Fehler unserer Bestimmung 32% beträgt. Der Fehler ließe sich durch Einschaltung einer Reihe von Röhrchen zwischen 0·1 und 0·2 bedeutend reduzieren. Um die Schwierigkeiten der Abmessung von so geringen Mengen wie 0·01 zu vermeiden, verwendeten wir in solchen Fällen stärkere Verdünnungen und brachten es in der Genauigkeit der Bestimmung so weit, daß unsere Versuchsfehler nur

ausnahmsweise 10% überschritten (mit Ausnahme der Tab. I). Die zweite Fehlerquelle, beziehungsweise die zweite technische Schwierigkeit bei derartigen Experimenten bildet die Inkonstanz der an der Reaktion beteiligten Körper, vor allem der roten Blutkörperchen und des Komplements. Um von dieser Seite Komplikationen zu vermeiden, wurden alle Versuche einer Reihe an einem Tag mit denselben Blutkörperchen und mit demselben Komplement angestellt. Die nebenstehende Tabelle I enthält in der ersten Kolonne die Serummengen in cm³, in der zweiten die Ambozeptormenge, in hämolytischen Einheiten ausgedrückt (c), in der dritten die absorbierte Menge derselben (x), in der vierten die in der Flüssigkeit zurückgebliebene Menge (p); die fünfte Kolonne enthält den Absorptionsquotienten, d. h. die Beziehung der gebundenen Menge zu der in Lösung gebliebenen (x/p).

Tabelle I.

Ambozeptor Nr. 1: Gesamtvolum 3 cm³; 1 cm³ 5-ige Blutkörperchen; 1 cm³ Serum = 100 A. E.

Ser. cm³	c	x	p	x/p
2·5	250	103	147	0·7
1·2	120	21·5	98·5	0·21
1·0	100	26	74	0·35
0·5	50	8	42	0·19
0·2	20	11·2	9·8	1·13
0·1	10	5·2	4·8	1·2

Die gebundene Menge wurde auf folgende Weise berechnet: Im ersten Versuch sehen wir z. B., daß zur Erzeugung der kompletten Hämolyse 0·02 der abpipettierten Flüssigkeit genügen. Man ermittelt also die Zahl der in der Lösung zurückgebliebenen freien Ambozeptoreinheiten, wenn man die Gesamtmenge der Flüssigkeit, d. h. 3 cm³ oder, genauer gerechnet, nach Abzug von 0·05 Blutkörperchen 2·95 durch 0·02 dividiert, was 147 ergibt. Die absorbierte Menge berechnen wir durch Subtraktion dieser Zahl von der Gesamtmenge, d. h. in diesem Fall von 250.

Wir sehen aus der Tabelle I, daß die Beziehung x/p bei schwächeren Konzentrationen größer ist, oder, anders gesagt, es vermögen die roten Blutkörperchen aus einer verdünnten Ambozeptorlösung verhältnismäßig mehr zu binden. Wir sehen aber, daß diese Bestimmungen sehr wenig genau sind, was seinen Grund darin hat,

daß in diesen am Anfang der Untersuchung angestellten Experimenten noch nicht alle bei der Beschreibung der Technik bereits erwähnten Vorsichtsmaßregeln angewendet wurden. Um die erforderliche Exaktheit zu erreichen, gingen wir in den weiteren Versuchsreihen mit größerer Vorsicht vor.

Tabelle II.

Ambozeptor Nr. 1; Gesamtvolum 3 cm³; 1 cm³ 5%-ige Blutkörperchen; 1 cm³ Serum = 100 A. E.

Ser. cm³	c	x	p	x/p
2·5	250	103	147	0·7
1·0	100	42	58	0·72
0·5	50	20·5	29·5	0·7
0·2	20	12	8	1·5

Wir ersehen aus dieser Tabelle, daß der Quotient aus der absorbierten und der in Lösung gebliebenen Menge verhältnismäßig wenig schwankt. Erst in der schwächsten Konzentration wird er mehrmals größer (dasselbe sehen wir auch in der Tabelle I) als in den stärkeren Konzentrationen. Da diese relative Zunahme der Bindung bei schwächeren Konzentrationen typisch ist für die Adsorption, so stellten wir mit demselben Ambozeptor eine Reihe von Versuchen an, in denen aber jetzt das Gesamtvolum 10 cm³ betrug, die Konzentrationen des Ambozeptors schwächer und die Zwischenräume zwischen den Probeentnahmen kleiner waren. Durch diese Modifikationen suchten wir eine größere Ganauigkeit zu erreichen, und zwar waren die Ergebnisse folgend.

Tabelle III.

Ambozeptor Nr. 1; Gesamtvolum 10 cm³; 1 cm³ 5%-ige Blutkörperchen; 1 cm³ Serum = 12·5 A. E.

Ser. cm³	c	x	p	x/p
9	112·5	79·5	33	2·4
7	87·5	62·5	25	2·5
5	62·5	46·5	16·5	2·89
3	37·5	28·7	8·8	3·28
1	12·5	10	2·5	4

Diese Tabelle zeigt deutlich die Eigenschaften der Adsorption: mit der Zunahme der Konzentration nehmen die Koeffizienten ab. Noch deutlicher ergibt sich dieses Merkmal aus folgender Tabelle IV.

Tabelle IV.

Ambozeptor Nr. 1; Gesamtvolum 10 cm^3; 1 cm^3 10%-ige Blutkörperchen.

Ser. cm^3	c	x	p	x/p
9	225	154	71	2·17
7	175	109	66	1·65
5	125	100	25	4
3	75	59	16	4·65
1	25	21	4	5 25

Die Annahme, daß im Prozeß der Ambozeptorbindung ein Adsorptionsvorgang stattfindet, bewog uns zur Berechnung der Tabelle IV mit Hilfe der Adsorptionsgleichung:

1) . . .
$$\frac{x}{m} = \alpha c^{\frac{1}{p}}$$

wo x die aus der Lösung adsorbierte Menge, m die Menge des adsorbierenden Körpers (Blutkörperchen), c die Konzentration des adsorbierten Körpers (in unserem Falle des Ambozeptors), α und $1/p$ Konstanten sind. Die Konstanten wurden graphisch berechnet.

Tabelle V.

Ambozeptor Nr. 1; 1 cm^3 = 25 A. E.

Ser. cm^3	c	x gef.	x ber.	log x/m ber.
9	225	154	126	3·100
7	175	109	103	3·015
5	125	100	78	2·89
3	75	59	52	1·716
1	25	20	17	2·228

$1/p = 0·809$; $\log \alpha = 1·2$

Die Tabelle V zeigt uns, daß zwischen den experimentell gefundenen und den nach der Adsorptionsgleichung berechneten Werten für x eine genügende Übereinstimmung besteht. Wir müssen aber betonen, daß die Adsorptionskonstante $1/p$ außergewöhnlich hoch ist und viel mehr als in den typischen Adsorptionsprozessen beträgt, wo sie gewöhnlich zwischen 0·2 und 0·5 schwankt.

Zu den Eigenschaften der Adsorption gehört auch die Geschwindigkeit, mit welcher die Bindung des Ambozeptors den Gleichge-

wichtszustand erreicht. Einen Begriff davon gibt uns die folgende Tabelle.

Tabelle VI.

Ambozeptor Nr. 1.

Bindungszeit	c	x	p	x/p
5 Min.	26	7	19	0·36
1 St.	26	7	19	0 36
24 St.	22	6	16	0·36
		Ambozeptor Nr. 3.		
6 Min.	1	1	0	—
3 Min.	1	1	0	—
1 Min.	10	10	0	—

Wir sehen, daß die Bindung von der Zeit völlig unabhängig ist, indem die Blutkörperchen in 5 Min. ebenso viel Ambozeptor binden als in 24 Stunden.

Selbstverständlich beansprucht die Methode selbst eine gewisse Zeit zum Abzentrifugieren; streng genommen, bleiben die Blutkörperchen während dieser Zeit mit dem Ambozeptor in Berührung, so daß die Angabe von nur einer Minute als Berührungszeit ungenau ist.

In den angeführten Tabellen überstieg die maximale Ambozeptorkonzentration 250 Einheiten nicht. Die Tabelle VII enthält eine längere Versuchsreihe, wo die maximale Konzentration über 1000 Einheiten beträgt.

Tabelle VII.

Ambozeptor Nr. 2; 1 cm^3 = 143 A. E.; 1 cm^3 5%-ige Blutkörperchen; Gesamtvolum 10 cm^3.

Ser. cm^3	c	x gef.	x ber.	log x/m ber.
9	1387	557	438	3·933
4	572	176	209	3·622
2	286	120	119	3·375
1·0	143	77	68	3 132
0·5	71	38	38	2·884
0·2	28	17	17	2·554
0·1	14	10	10	2·309

$1/p = 0{\cdot}814$, $\log \alpha = 2{\cdot}19$.

Die Übereinstimmung zwischen den berechneten und den gefundenen Werten geht in diesem Fall sehr weit, besonders in schwächeren Konzentrationen.

Alle bis jetzt angeführten Versuchsreihen sind derart angestellt worden, daß das Flüssigkeitsvolum und die Konzentration der Blutkörperchen konstant blieben und die Ambozeptormengen variierten. Es war notwendig zu prüfen, wie sich die Bindung gestalten wird, wenn die Ambozeptormenge konstant bleibt und die Konzentration der Blutkörperchen variiert. Die Resultate solcher Versuche sind in Tabelle VIII zusammengestellt.

Tabelle VIII.

Ambozeptor Nr 3; 1 cm³ = 82·5 A. E.; Gesamtvolum 5 cm³.

Ser. cm³	5% Blutkp.	c	x
1	1	82·5	82·5
1	0·5	82·5	79·5
1	0·3	82·5	78·5

Wie wir sehen, ist die gebundene Ambozeptormenge wenig abhängig von der Konzentration der Blutkörperchen. Im Zusammenhang mit dieser Tabelle müssen wir eine andere für die Adsorptionsprozesse charakteristische Gleichung anführen, und zwar [1])

2) . . . $$\lambda = \frac{v}{m} \log \frac{c}{c-x}.$$

c bezeichnet hier die gesamte Ambozeptormenge, v das Gesamtvolum der Flüssigkeit, in welchem die Reaktion stattfindet. m die Masse der Blutkörperchen (in cm³), x die durch die Blutkörperchen adsorbierte Ambozeptormenge.

Wenn c/v (d. h. die Ambozeptormenge pro Volumeinheit) unverändert bleibt, muß λ konstant bleiben. Die Berechnung der Versuche der Tabelle VIII finden wir in der Tab. IX.

Tabelle IX.

v	m	c	$c-x$	λ
5	0·05	82·5	0	109
5	0·025	82·5	3	288
5	0·017	82·5	4	438

[1]) Freundlich: Ztschr. für physik. Chem., Bd. 57, S. 386.

Wir ersehen daraus, daß λ nicht konstant ist.

Die Tabelle X unterscheidet sich insofern von der Tab. VIII, daß, trotzdem die Beziehung c/v gleichfalls konstant bleibt, in jedem Versuch nicht die Blutkörperchenmenge (m), sondern die Ambozeptormenge (c) und das Gesamtvolum variiert.

Tabelle X.

Ambozeptor Nr. 3.

v	m	c	$c-x$	λ
2·5	0·05	20	1	63
5	0·05	40	6·2	81
7·5	0·05	60	15	240
15	0·05	120	48	416
20	0·05	160	77	526

Wir sehen, daß λ, der Tab. IX entsprechend, eine veränderliche Größe darstellt, was im Widerspruch mit der Adsorptionstheorie steht.

Dasselbe zeigen auch die mit einem anderen Ambozeptor angestellten Versuche (Tab. XI).

Tabelle XI.

Ambozeptor Nr. 4.

v	m	c	$c-x$	λ
2·5	0·05	34	12·2	22
5	0·05	68	33	26
7·5	0·05	102	44·5	54

Wenn die Beziehung c/v veränderlich ist, dann muß die Größe λ durch die folgende Gleichung ausgedrückt werden[1]):

1) . . .
$$\lambda = \beta \left(\frac{c}{v}\right)^{-\frac{1}{n}}.$$

wo β und $1/n$ Konstanten sind, welche nur von der Temperatur und der Beschaffenheit des gelösten Körpers abhängen.

Die Tabelle XII enthält Versuche, in welchen die Beziehung c/v variiert, d. h. wo sowohl die Konzentration des Ambozeptors

[1]) Freundlich, a. a. O., S. 355.

wie die Konzentration der Blutkörperchen in den einzelnen Versuchen verändert wurde.

Tabelle XII.

Ambozeptor Nr. 3.

v	m	c/v	$c-x$	λ gef.	λ ber.
5	0·05	33	4	1	1·05
7·5	0·05	22	4	1·5	1·56
10	0·05	16·5	5	2·4	2·05
15	0·05	11	4	3	3·06

$c = 165$ A. E.; $1/n = 0·982$; $\log \beta = 1·51$.

Die Werte λ gef. wurden nach folgender Gleichung berechnet:

$$\lambda = \frac{v}{m} \log \frac{c}{c-x}.$$

Die Werte λ ber. wurden aus der Gleichung

$$\lambda = \beta \left(\frac{c}{v}\right)^{-\frac{1}{n}}$$

erhalten, die Konstanten β und $1/n$ graphisch berechnet.

Die Vergleichung der gefundenen Werte für λ mit den berechneten zeigt wiederum eine vorzügliche Übereinstimmung.

Eine ähnliche Übereinstimmung gibt auch eine Versuchsreihe mit einem anderen Ambozeptor (Tab. XIII).

Tabelle XIII.

Ambozeptor Nr. 4.

v	m	c/v	$c-x$	λ gef.	λ ber.
2·5	0·05	13·6	12·5	9·9	10·1
5	0·05	6·8	14	21·9	18·5
10	0·05	3·4	12	37·8	34·9
15	0·05	2·26	11	48·9	48·7

$c = 34$ A. E; $1/n = 0·88$; $\log \beta = 2$.

Mit diesen Ambozeptoren wurde noch eine Reihe von Versuchen angestellt, in denen es sich ebenso wie in den Experimenten der ersten Tabellen um den Nachweis der Abhängigkeit der Bindung lediglich von der Konzentration des Ambozeptors handelte (Tab. XIV, XV).

Tabelle XIV.

Ambozeptor Nr. 3. 1 $cm^3 = 60$ A. E.

Ser. cm^3	c	x gef.	x ber.	log x/m ber.
3·5	210	160	140	3·450
2·5	150	125	100	3·304
1·5	90	90	79	3·199
0·8	48	48	40	2·909
0·5	30	30	28	2·749

1 cm^3 5%-ige Blutkp.; Gesamtvolum 5 cm^3; $1/p = 0·839$: log $\alpha = 1·5$.

Wir sehen, daß der Ambozeptor Nr. 3 außerordentlich stark adsorbiert wird.

Die Tabelle XV zeigt uns die Adsorption desselben Ambozeptors in dreimal stärkeren Konzentrationen. Wir sehen auch, daß die Menge des gebundenen Ambozeptors durch die individuelle Beschaffenheit der Blutkörperchen bedingt ist; so ist z. B. ein cm^3 5% Blutkörperchen nicht imstande, 20 A. E. vom Ambozeptor Nr. 3 zu adsorbieren (Tab. X, Versuch 1), während andere Blutkörperchen bis 90 A. E. vollkommen adsorbieren (Tab. XIV, Versuch 3).

Tabelle XV.

Ambozeptor Nr. 3. 1 $cm^3 = 200$ A. E.

Ser. cm^3	c	x gef.	x ber.	log x/m ber.
3	600	247	247	3·693
2	400	235	186	3·571
1	200	194·5	145	3·462
0·5	100	99	99	3·293
0·3	62·5	62·5	76	3·192

Gesamtvolum 5 cm^3; $1/p = 0·53$; log $\alpha = 1·28$.

In den angeführten 15 Tabellen haben wir uns auf die Wiedergabe der Tatsachen beschränkt, ohne näher auf die Deutung der Erscheinungen einzugehen.

Schon auf den ersten Blick sehen wir, daß wir hier nicht mit einer chemischen Reaktion, sondern mit gewissen Eigenschaften der Adsorption zu tun haben. Trotzdem unterscheidet sich in mancher Hinsicht die Bindung des Ambozeptors von den typischen Adsorptionsprozessen. Vor allen Dingen ist diese ein irreversibler Prozeß, d. h. daß die gebundene Menge nicht wieder von den Blutkörperchen abgespalten werden kann. Diese Tatsache ist längst

bekannt und wurde jüngst gründlich von Philosophow[1]) untersucht, welcher den Nachweis erbrachte, daß das Auswaschen des Ambozeptors erst nach gewisser Zeit bei höherer Temperatur und nur in ganz geringen Mengen gelingt.

Anderseits sehen wir, daß die Werte der Konstante $1/p$ weit über die für die Adsorption typischen Grenzen hinausgehen. Wir haben gesehen, daß in der Mehrzahl der Fälle $1/p$ zwischen 0·8 und 0·9 schwankt. Wir erhalten zwar in der letzten Tabelle den Wert $1/p = 0{\cdot}53$, wenn wir aber die Berechnung nur auf Grund der letzten drei Versuche ausführen, dann beträgt dieser Wert 1·0, während die zwei ersten Versuche 0·19 ergeben. Ein solches Verhalten der Konstante finden wir niemals in Adsorptionsprozessen, selbst wenn es sich um teilweise irreversible Prozesse handelt, wie z. B. bei der Agglutination der roten Blutkörperchen durch Salze der Schwermetalle[2]). Zu den Adsorptionsprozessen wird eine ganze Reihe von sehr verschiedenen Vorgängen gerechnet, und zwar von so einfachen Prozessen wie z. B. die Adsorption der Essigsäure durch Tierkohle, ein durchaus physikalischer Vorgang (kapillare Verdichtung), bis zu den von Biltz und Steiner[3]) jüngst beschriebenen Färbungsprozessen, wo die Kohle, beziehungsweise die Baumwollfasern, nachdem die Adsorption einen gewissen Grad erreicht hat, mit weiterer Zunahme der Konzentration immer weniger Farbstoff aufnehmen. Diese Art von Adsorption wird von Biltz und Steiner als anomale bezeichnet. Es gehört hieher auch der Fall, wo die Adsorptionskurve parallel zur Achse verläuft. Die Autoren ziehen keine allgemeinen und weitgehenden Schlußfolgerungen aus ihren hochinteressanten Versuchen. Wenn wir aber beachten, daß dem parallelen Verlauf der Kurve $1/p = 0$ entsprechen muß, dann können wir uns leicht überzeugen, daß die für die Adsorption am meisten typische Gleichung

$$\frac{x}{m} = a\, c^{\frac{1}{p}},$$

wenn $1/p = 0$, folgende Gestalt annehmen muß:

4) . . . $$\frac{x}{m} = a.$$

[1]) Biochem. Zeitschr., Bd. 20, S. 292.

[2]) J. D. Borkowski, a. a. O.

[3]) Zeitschr. für Chem. und Ind. der Koll. 1910, S. 113.

Mit anderen Worten: Die adsorbierte Menge ist dann der Masse direkt proportional (Gesetz der konstanten und multiplen Proportionen).

Wenn aber $1/p = 1$, dann

5) . . . $$\frac{x}{m} = \alpha c.$$

Bei konstanter Masse nimmt die Gleichung 5 folgende Gestalt an:

$$\frac{x}{c} = \alpha_1.$$

Diese Gleichung ist nichts Anderes als die typische Formel der Absorption (Gesetz von Henry).

Aus diesen Betrachtungen scheint zu folgen, daß die Absorption in die Adsorption und weiter in das Gesetz der konstanten und multiplen Proportionen, d. h. in eine chemische Umsetzung übergehen kann.

Die Bindung der Farbstoffe mit pflanzlichen und tierischen Geweben wird gewöhnlich nicht als ein chemischer Prozeß betrachtet. Trotzdem findet Pellet-Jolivet[1]) darin gewisse die Adsorption begleitende Erscheinungen (die Wirkung des Wassers auf gewisse Pikrate). Noch stärker tritt uns der chemische Charakter in der Adsorption des Ambozeptors durch Blutkörperchen entgegen. Wenn wir nämlich Blutkörperchen, welche bereits 313 A. E. gebunden hatten, mehrmals mit physiologischer Kochsalzlösung auswaschen, in destilliertem Wasser auflösen und dann Kochsalz bis zur physiologischen Konzentration zusetzen, dann werden wir in dieser Flüssigkeit nur 7 A. E. finden. Daß das Wasser hier den Ambozeptor als solchen nicht zerstören konnte, beweist der folgende Versuch. Wir verdünnen die gleiche Ambozeptormenge, einmal mit physiologischer Kochsalzlösung, das andere Mal mit destilliertem Wasser im Verhältnis von 1:40. Nach einer Stunde wird die Lösung im zweiten Röhrchen isotonisch gemacht und in beiden Röhrchen der hämolytische Titer bestimmt. Es zeigt sich, daß er in beiden Fällen gleich ist. Es folgt daraus, daß der Ambozeptor sich so innig mit den Blutkörperchen verbindet, daß er selbst durch Zerstörung derselben nicht frei wird.

[1]) Zeitschr. für Chem. und Ind. der Koll. Bd. 5, S. 85.

Die Frage nach dem chemischen Charakter der Adsorption bedarf noch vielseitiger Untersuchungen; bezüglich der Ambozeptorbindung ist zu bemerken, daß es sich im besten Fall um anomale Adsorption handelt, wofür sehr deutlich die Tabelle XVI spricht.

Tabelle XVI.

Ambozeptor Nr. 4. Gesamtvolum 5 cm³; 1 cm³ = 25 A. E.

Ser. cm³	c	x	p	x/p
4	100	37·5	62·5	0·6
3·2	80	28	52	0·54
2·4	60	35	24·8	1·42
1·6	40	20·2	19·8	1·02
0·8	20	13	7	1·8
0·2	5	4	1	4·0

Wir sehen, daß die Menge des gebundenen Ambozeptors bei größeren Konzentrationen einen konstanten Wert anstrebt.

Die Ansicht, daß die Bindung des Ambozeptors auf einem Adsorptionsvorgang beruht, ist schon von vielen Autoren ausgesprochen worden; besonders Landsteiner gehört zu den eifrigen Anhängern dieser Theorie, jedoch diesbezügliche quantitative Bestimmungen fehlen vollständig. Vollkommen recht hat Robertson[1]), wenn er bei der Besprechung der Wirkung gewisser Enzyme auf Eiweißkörper, welche Bayliss gleichfalls mit der Adsorptionstheorie zu erklären suchte, sagt: „Hier stoßen wir auf eine leider ziemlich häufige Erscheinung; ich meine die Neigung, den Ausdruck Adsorption zur Bezeichnung eines ausgedehnten Gebietes von Erscheinungen zu verwenden, ohne zu versuchen, sich von der Bedeutung des Ausdruckes eine klare physikalische Vorstellung zu machen".

Was die anderen Ansichten anbetrifft, und zwar besonders diejenige von Ehrlich, welcher in dem Vorgang eine rein chemische Erscheinung erblickt, so läßt sie sich nicht aufrecht erhalten, da sie uns nicht zu erklären vermag, warum eine konstante Menge von Blutkörperchen je nach der Konzentration verschiedene Ambozeptormengen bindet. Die Erklärung von Arrhenius, welcher für eine Absorptionserscheinung eintritt, scheint uns aus diesem Grunde

[1]) Zeitschr. f. Chem. u. Ind. der Koll. Bd. 3, S. 74.

nicht richtig zu sein, weil wir keinen einzigen physikalischen Vorgang kennen, wo die Absorption nicht vollkommen reversibel wäre.

Die Erscheinungen der Ambozeptorbindungen werden zum großen Teil durch gleichzeitige Hämagglutination kompliziert. In allen bereits angeführten Versuchen, sobald die Konzentration des Ambozeptors ungefähr 20 A. E. erreichte, trat eine Agglutination der Blutkörperchen auf, welche mit der Zunahme der Konzentration immer deutlicher wurde. Nicht alle Ambozeptoren verhalten sich in dieser Beziehung gleich. Die stärkste Agglutination gaben uns diejenigen Ambozeptoren, welche eine sehr starke Bindung zeigten, z. B. Nr. 3.

Die Agglutination spielt eine nicht geringe Rolle, wie wir unten sehen werden, bei der Ambozeptorbindung im Verhältnis zur Temperatur, und die meisten Autoren geben an, daß höhere Temperatur die Bindung begünstigt. Landsteiner fand aber bei der Untersuchung der Adsorption gewisser Autoambozeptoren, daß sie bei niedriger Temperatur viel stärker adsorbiert wurden, als bei höherer. Zu ähnlichen Resultaten gelangten Landsteiner und Reich bei der Untersuchung der Bindung der bakteriellen und der Hämagglutinine[1]. Schapiro[2]) hat unlängst umfangreiche Studien über den Einfluß der Temperatur auf die Bindung der hämolytischen Ambozeptoren angestellt. Mit Ausnahme eines einzigen Versuches mit 40 A. E. ging er aber über 20 A. E. nicht hinaus und bestimmte die gebundene Menge nicht, sondern begnügte sich mit dem qualitativen Nachweis des Ambozeptors in der überstehenden Flüssigkeit. Er gelangte zu dem Schluß, daß bei höherer Temperatur vom Ambozeptor mehr gebunden wird.

Nach unseren Versuchen übt die Temperatur auf die Adsorption des Ambozeptors einen beschränkten Einfluß aus. Bei schwächeren Konzentrationen (Tab. XVII) steigt die Adsorption bei der Erhöhung der Temperatur auf 37° um 3 A. E. (auf 10), während bei stärkeren Konzentrationen die Adsorption unter dem Einfluß der Temperatur abnimmt, und zwar von 93 A. E. bei 0° auf 64 bei 37 sinkt.

[1]) Zblatt für Bakt. Orig. Bd. 39, S. 83.

[2]) Zblatt für Bakt. Orig. Bd. 58, S. 469.

Tabelle XVII.

Ambozeptor Nr. 5. Gesamtvolum cm³; 1 cm³ Blutkörperchen; 1 cm³ = 125 A. E.

t	cm³	*c*	*x*	*p*
0°	3	375	93	282
0°	0·2	25	10·8	14·2
37°	3	375	64	311
37°	0·2	25	14	11

Dieser merkwürdige Einfluß der Temperatur auf die Bindung bei verschiedenen Konzentrationen erklären wir uns durch die sekundäre Einwirkung der Agglutination auf die Adsorption. Tatsächlich zeigen uns die parallel bei 0° und bei 37° angestellten Versuche einen ausgesprochenen Unterschied. Bei 37° sind die Blutkörperchen am Boden der Röhrchen so stark verklumpt, daß selbst 5 Minuten dauerndes Schütteln sie nicht aufzuschwemmen vermag. Statt dessen finden wir bei 0° eine kaum merkliche Agglutination. Man könnte somit annehmen, daß diese starke Agglutination auf die Adsorption des Ambozeptors hemmend wirkt. Um uns davon zu überzeugen, stellten wir einen Versuch mit durch Tannin agglutinierten Blutkörperchen an. Zu diesem Zwecke wurden vier Röhrchen mit je 1 cm³ 5%-ige Blutkörperchen beschickt und in zwei von ihnen die Blutkörperchen mit Tannin zur Agglutination gebracht, und zwar mit der geringsten dazu erforderlichen Menge (0·15 cm³, 0·1% Lösung). Die agglutinierten Blutkörperchen wurden wiederholt mit physiologischer Kochsalzlösung gewaschen und dann in allen vier Röhrchen der Bindungsversuch angestellt, und zwar mit folgendem Ergebnis.

Tabelle XVIII.

Ambozeptor Nr. 5. Gesamtvolum 5 cm³; 1 cm³ = 125 A. E.

	cm³	*c*	*x*	*p*
normale Blutk.	0·5	62·5	37	25·5
	0·2	25	17	8
agglutinierte Blutk.	0·5	62·5	12·5	50
	0·2	25	13	12

Wir sehen, daß die agglutinierten Blutkörperchen bedeutend weniger Ambozeptor adsorbieren, als die normalen.

Da die Versuche der Tab. XVII ergeben, daß die Zunahme der Temperatur die Adsorption bei schwachen Konzentrationen des Ambozeptors steigert, bei größeren aber herabsetzt, so folgt daraus,

daß bei einer bestimmten Konzentration des Ambozeptors die Temperatur auf die Adsorption ohne Einfluß bleibt. Diese Annahme wird vollkommen durch die Tab. XIX bestätigt.

Tabelle XIX.

Ambozeptor Nr. 6. Gesamtvolum 5 cm^3; 1 cm^3 5%-ige Blutkörperchen; 1 cm^3 = 143 A. E.

t	cm^3	c	x	p
0°	3	429	210	219
0°	0·5	71	49	22
37°	3	429	195	234
37°	0·5	71	49	22

Wir sehen, daß bei einer Konzentration von 71 A. E. die Blutkörperchen sowohl bei 0° wie bei 37° 49 A. E. adsorbieren. Bei höheren Konzentrationen hemmt die Zunahme der Temperatur die Adsorption gemäß den Resultaten der früheren Versuche.

Wenn die Agglutination, wie das aus den angeführten Versuchen folgt, die Adsorption herabsetzt und wenn andererseits die Adsorption sehr rasch vor sich geht, so ist daraus zu schließen, daß die Veränderung der Oberfläche bei der Agglutination viel früher zustande kommt, ehe wir das Agglutinationsphänomen zu Gesicht bekommen.

Zum Schluß sei noch eine Adsorptionstabelle angeführt, und zwar mit einem Ambozeptor, welcher sich von den übrigen dadurch auszeichnete, daß selbst bei sehr hohen Konzentrationen keine Agglutination eintrat.

Tabelle XX.

Ambozeptor Nr. 7. Gesamtvolum 15 cm^3; 1 cm^3 = 400 A. E.

cm^3	c	x gef.	x ber.	log x/m ber.
10	4000	440	452	3·9565
4	1600	240	248	3·6951
1·5	600	226	130	3·4152
0·75	300	86	82	3·2150
0·2	80	30	34·7	2·8420
0·1	40	19	25	2·7020

Wir ersehen aus dieser Tabelle, daß sich dieser Ambozeptor im Vergleich mit anderen stark agglutinierenden (z. B. Nr. 3) äußerst schwach adsorbierte. Andererseits sehen wir, daß hier die

Übereinstimmung zwischen der gefundenen und der berechneten Adsorption viel weiter ging als bei den agglutinierenden Sera. Mit demselben nicht agglutinierenden Ambozeptor stellten wir weiter eine Reihe von Versuchen an, wo die Ambozeptormenge konstant war und die Konzentration der Blutkörperchen variierte. Die nach dieser Tabelle nach der Gleichung

$$\lambda = \frac{v}{m} \cdot \log \frac{\lambda}{c - x}$$

berechnete Größe γ zeigt ebenfalls eine viel größere Konstanz als das mit den agglutinierenden Ambozeptoren Nr. 2 und 3 der Fall war; namentlich die vier letzten Versuche, wo die Konzentration der Blutkörperchen stärker war, zeigen die Werte eine so gut wie absolute Konstanz.

Tabelle XXI.

Ambozeptor Nr. 7. Gesamtvolum 10 cm³; 1 cm³ = 400 A. E.

v	m	c	$c-x$	λ
10	0·0125	200	181	34·7
10	0·025	200	166	32·3
10	0·050	200	144	28·5
10	0·1	200	117	23·3
10	0·15	200	105	18·6
10	0·2	200	81	19
10	0·25	200	65	19·5

Wir wollen nun die Ergebnisse unserer Arbeit zusammenfassen:

1. Die Bindung des Ambozeptors mit den Blutkörperchen ist kein rein chemischer Prozeß.

2. Durch die Absorptionstheorie läßt sich diese Erscheinung nicht erklären, weil sich die Koeffizienten mit der Konzentration des Serums ändern und weil die Bindung ein irreversibler Prozeß ist.

3. Der Verlauf der Bindung des Ambozeptors mit den Blutkörperchen läßt sich durch die Adsorptionsgleichungen ausdrücken.

4. Die Adsorption des Ambozeptors ist nicht typisch; die gebundene Menge strebt besonders in den Grenzen der stärkeren Konzentrationen einem konstanten Werte zu.

5. Die Agglutination spielt in der Gesamtheit der Wirkung der hämolytischen Ambozeptoren eine hervorragende Rolle; je stärker

agglutinierend das Serum auf die Blutkörperchen wirkt, desto größere Mengen werden gebunden.

6. Der Einfluß der Temperatur auf die Bindung des Ambozeptors ist von der Konzentration desselben abhängig: bei schwächeren Konzentrationen wird die Adsorption durch eine Erhöhung der Temperatur gesteigert, bei höheren Konzentrationen wird sie herabgesetzt; diese Erscheinung läßt sich erklären durch den Einfluß der Hämagglutination auf die Adsorption.

7. Der Mechanismus der Ambozeptorbindung läßt sich mit Hilfe der anomalen Adsorption erklären, als welche wir mit Biltz diejenigen Adsorptionsprozesse bezeichnen, in welchen die Adsorptionskurve in gewissen Punkten parallel zur Achse verläuft.

Die mathematische Entwicklung des Begriffes der anomalen Adsorption führt uns zu dem Schluß, daß diese Erscheinungen deutliche Eigenschaften eines chemischen Prozesses zeigen müssen. Die Analyse der mit Wasser gesprengten Verbindung des Ambozeptors mit den Blutkörperchen bestätigt einigermaßen die Richtigkeit dieser Annahme.

Zum Schluß möchten wir Herrn Prof. Dr. J. Nowak und Herrn Prof. Dr. N. Cybulski für das lebhafte Interesse und ihr stetiges Entgegenkommen, welches sie uns bei der Ausführung dieser Untersuchungen bewiesen, auch an dieser Stelle unseren wärmsten Dank aussprechen.

Niekrzepliwość krwi i wazodylatyna. — Die Ungerinnbarkeit des Blutes und Vasodilatin (Pepton Witte).

Mémoire

de M. **L. POPIELSKI,**

présenté par M. L. Marchlewski m. t. dans la séance du 14 Octobre 1912.

Intravenös eingeführtes Vasodilatin [1]) ruft ein sehr kompliziertes Bild von Erscheinungen hervor. Die physiologische Analyse zeigt, daß diese Erscheinungen als Folge zweier prinzipieller Ursachen anzusehen sind: Blutdruckerniedrigung und Ungerinnbarkeit des Blutes. Beide Erscheinungen treten immer parallel auf, und trotz verschiedener chemischer Manipulationen, denen Vasodilatin unterworfen wird, ist deren Scheidung unmöglich. Es müßte also gefolgert werden, daß ein und derselbe Körper diese Erscheinungen hervorruft, woraus sich weiter die chemische Einheitlichkeit des Vasodilatins ergeben dürfte, ein Schluß, welcher in Anbetracht des Verschwindens beider Erscheinungen bei der Immunisation als sicher erscheint. Das Immunisieren besteht darin, daß nach Einführung einer gewissen ersten, ziemlich großen Dosis von Vasodilatin eine zweite ebenso große, kurz darauf eingeführte Dosis keine von den zahlreichen, für die Wirkung des Vasodilatins charakteristischen Erscheinungen hervorruft: wir sehen keine Blutdruckerniedrigung und keine Ungerinnbarkeit des Blutes auftreten. Durchschneidung des Rückenmarks unterhalb der M. oblongata bewirkt eine Blutdruckerniedrigung; es funktioniert also der vasomotorische Apparat normal, woraus zu schließen ist, daß das Immunisieren von einer Veränderung der Eigenschaften des Blutes abhängig ist, infolge deren das eingeführte Vasodilatin keine Wirkung ausübt. Auf Grund dieser Tatsache folgerte ich, daß das Vasodilatin im

[1]) L. Popielski: Über die physiologischen und chemischen Eigenschaften des Peptons Witte. Pflüger's Archiv, Bd. 126, S. 405—436.

Blute selbst oder in gewissen Organen Veränderungen unterliegt, welche höchstwahrscheinlich schon beim ersten Einführen Blutdruckerniedrigung und Ungerinnbarkeit des Blutes hervorrufen. Ich konnte daher annehmen, daß beide Grunderscheinungen nicht als direkte Folge der Vasodilatinwirkung zu betrachten sind, sondern vielmehr durch einen neuen oder durch neue Stoffe hervorgerufen werden. Da durch Reizung der Chorda tympani und des N. sympathicus[1]) eine geringere Gerinnbarkeit des Blutes bewirkt wird, durfte man vermuten, daß unter dem Einflusse des Vasodilatins, wenn nicht ein identischer, so doch ein ähnlicher Prozeß zum Vorschein kommt, der die Ungerinnbarkeit des Blutes bewirkt. Es mußte des weiteren gefolgert werden, daß die Ungerinnbarkeit des Blutes nicht vom Vasodilatin selbst, sondern von einem im Blute selbst entstandenen Stoffe abhängig ist. Dafür spricht auch der Umstand, daß das Vasodilatin selbst in vitro keine Ungerinnbarkeit des Blutes hervorruft, wovon ich mich in folgender Weise überzeugte: Mittelst Kolloideisen, Phosphorwolframsäure sowie auch bei Verwendung von absolutem Alkohol und Äther erhielt ich durch Fällung aus Pepton Witte ein von Eiweiß und anderen demselben am nächsten stehenden Produkten (Albumose, Pepton) freies Vasodilatin, wovon 2 cm³, einem 10 kg wiegenden Hunde eingeführt, den Blutdruck von 140 mm Hg bis 20 mm herabsetzten; auf dieser Höhe verharrte der Blutdruck ungefähr eine Stunde, während das Blut durch zwei Tage nicht gerann. 5 cm³ Blut, mit 2 cm³ von diesem Vasodilatin versetzt, zeigte eine der Norm sehr nahe Gerinnbarkeit. Dieser Versuch belehrte uns, daß die Ungerinnbarkeit des Blutes in vitro die Folge der Einwirkung eines vom Vasodilatin verschiedenen Körpers ist. Es entstand also die Frage, ob es möglich sei, die Erscheinung der Ungerinnbarkeit von der der Blutdruckerniedrigung zu trennen, mit anderen Worten, ob die die beiden Erscheinungen hervorrufenden Stoffe verschieden oder identisch sind. Schon in den ersten Versuchen gelang die Lösung. Nach Unterbindung der Aorta in der Brusthöhle bewirkt das in Form von Pepton Witte ins Blut eingeführte Vasodilatin eine deutliche Blutdrucksenkung ohne merkbare Verände-

[1]) L. Popielski: Blutdruck und Ungerinnbarkeit des Blutes. Bulletin Intern. de l'Académie des Sciences de Cracovie, Série B, Novembre et Décembre 1911, S. 207 u. 219.

rungen der Gerinnbarkeit. Nun erhob sich die weitere Frage, in welchen Organen das Blut die Eigenschaft der Ungerinnbarkeit gewinnt. Vor allem mußten die Organe der Bauchhöhle in Betracht gezogen werden, und zwar in erster Reihe die Leber, wo nach Angaben von Delezenne, Doyen, Nolf ein spezieller Stoff entstehen soll, welcher die Ungerinnbarkeit des Blutes hintanhält: das sg. Antithrombin.

Besonders Nolf vertritt auf Grund der Untersuchungen über isolierte Leber die Ansicht, daß die Leber die einzige Stelle sei, wo sich Antithrombin (nach Nolf Antithrombosin) unter dem Einfluß von Pepton Witte bilde. In meinen Untersuchungen sorgte ich für möglichst genauen natürlichen Blutkreislauf in den Verzweigungen der V. portae in der Leber. Zu diesem Zwecke verband ich zuerst V. portae mit der Aorta abdominalis und erst nach Einleitung des Blutes aus der Aorta in die V. portae unterband ich die Art. coeliaca, Art. mesenterica superior und Art. mesenterica inferior. Auf diese Weise passierte das Blut die Leber, ohne vorher irgend welche Veränderung zu erleiden, wie in den Versuchen von Nolf[1]), der das Blut entweder defibrinierte oder abkühlte oder demselben behufs Hemmung der Blutgerinnung Salze hinzufügte. Zwei in dieser Richtung unternommene Versuche führe ich ganz an.

Versuch I.

24. September 1912. Hund von 10 kg Gewicht. Es wurden 8 cm³ 1% Morphini muriatici unter die Haut injiziert. In Chloroformnarkose wurde eine Verbindung hergestellt zwischen Aorta abdominalis und V. portae mittels einer breiten Glasröhre, durch deren Inneres V. jugularis desselben Hundes durchgezogen war. Nach dem Übergange des Blutes aus der Aorten abdominalis in die V. portae gerinnt das Blut nach Ablauf von 8 Minuten. Sogleich wurde Arteria coeliaca und Arteria mesenterica superior unterbunden; Arteria mesenterica inferior war schon unterbunden. Um 2^h 16′ wurden 40 cm³ 5%-iges Pepton Witte in die V. jugularis eingeführt. Der Blutdruck (92 mm Hg) begann nach 20″ zu sinken und erreichte nach 60″ sein Minimum von 16 mm Quecksilber.

[1]) P. Nolf: La fonction antithrombosique du foie. Archives internation. de Physiologie. Bd. IX, 1910; S. 410.

Das $1^1/_2{}'$ vom Beginne der Blutdrucksenkung, also 50 Sekunden nach der Einführung entnommene Blut (Blut Nr. 2) gerann im Verlaufe von 60 Stunden nicht; das rot gefärbte Plasma war von den Blutkörperchen abgetrennt.

Um 2^h 19′ 30″ (also 3′ 30″ nach Peptoneinführung) entnommenes Blut (Nr. 3) gerann während 60 Stunden nicht.

Um 2^h 22′ 10″ (also 6′ 10″ nach Einführung) entnommenes Blut (Nr. 4) gerann während 60 Stunden nicht.

Um 2^h 24′ entnommenes Blut (Nr. 5) gerann ebenfalls im Verlauf von 60 Stunden nicht.

In allen Portionen: Nr. 2, 3, 4, 5 war das rot gefärbte Blutplasma von den Blutkörperchen abgetrennt. Noch nach Ablauf von 12 Stunden wurden alle Blutportionen ungeronnen gefunden.

Um 2^h 28′, also 12 Minuten nach der Einführung, betrug der Blutdruck 52 mm Hg.

Im nachfolgenden Versuche II führte ich Pepton Witte in die Arteria subclavia ein, wobei es sich herausstellte, daß das Pepton Witte bei solcher Einführung sowohl den Blutdruck wie auch die Blutgerinnung in geringerem Grade beeinflußt.

Versuch II.

Hund von $14^1/_2$ kg Gewicht. Subkutane Injektion von 12 cm³ $1^0/_0$-igem Morphin. In Chloroformnarkose wurde Aorta abdominalis mit der V. portae verbunden. Vor dem Überfließen des Blutes aus der Aorta in die V. portae gerann das Blut nach $5^1/_2{}'$. Nach der Einführung gerann das Blut nach $4^1/_2{}'$. Sogleich wurden Arteria coeliaca, Arteria mesenterica superior et inferior unterbunden. Der Blutdruck stieg von 86 mm auf 166 mm Hg an, und das Blut gerann nach $5^1/_2{}'$. Um 6^h 45′ 30″ wurden 40 cm³ $5^0/_0$-iges Pepton Witte in das zentrale Ende der Arteria subclavia eingeführt. Der Blutdruck geht allmählich herunter und erreicht das Minimum von 70 mm Hg nach Ablauf von 4 Minuten. Die Blutgerinnungsfähigkeit zeigt folgendes Bild.

Um 6^h 46′	entnommenes	Blut	Nr. 4	gerann	nach	5′ 30″
6^h 46′ 30″	„	„	Nr. 5	„	„	5′ 30″
6^h 47′	„	„	Nr. 6	„	„	8′ 00″
6^h 47′ 30″	„	„	Nr. 7	„	„	12′ 30″
6^h 48′	„	„	Nr. 8	„	„	15′ 00″

Um $6^h\,48'\,30''$	entnommenes	Blut	Nr. 9	gerann	nach	$29'\,30''$
$6^h\,49'$	„	„	Nr. 10	„	„	$52'\,00''$
$6^h\,50'$	„	„	Nr. 11	„	„	$2^h\,30'$
$6^h\,50'\,30''$	„	„	Nr. 12	„	„	$12^1/_2$ Stunden
$6^h\,51'$	„	„	Nr. 13	„	„	$12^1/_2$ „
$6^h\,51'\,30''$	„	„	Nr. 14	„	„	15—16 Stund.

Um $6^h\,57'$ wurden 60 cm³ $5^0/_0$-iges Pepton Witte in das zentrale Ende der Arteria subclavia eingeführt. Der Blutdruck sank allmählich von 70 auf 50 mm Hg.

Um $6^h\,58'\,30''$	entnommenes	Blut	Nr. 16	gerann	nach	15 Stunden
$6^h\,59'\,30''$	„	„	Nr. 17	„	„	12 „
$7^h\,00'\,30''$	„	„	Nr. 18	„	„	12 „
$7^h\,03'\,30''$	„	„	Nr. 19	„	„	12 „
$7^h\,06'\,30''$	„	„	Nr. 20	„	„	12 „

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß Antithrombin sich in der Leber nur bei ungestörtem Blutzufluß zu diesem Organ bilden kann. Wird dagegen der Ernährungsstand herabgesetzt, so unterbleibt die Bildung von Antithrombin in der Leber unter dem Einfluß von Pepton Witte, wie das schon Nolf gezeigt hat, ja es erfolgt vielmehr in einer solchen Leber sogar die Zersetzung des Vasodilatins. In den zur Feststellung dieser Tatsache unternommenen Versuchen wurden zuerst Arteria coeliaca, Arteria mesenterica superior et inferior unterbunden, und erst nach Ablauf von mehr als 45 Minuten wurde Pepton Witte in die Leber eingeführt. Nach Ablauf dieser Zeit hört die Bildung von Antithrombin in der Leber auf, und das in die Leber eingeführte Pepton Witte verliert nach Durchgang durch die Leber die Eigenschaft, die Blutdruckerniedrigung hervorzurufen. Diesen Schluß ziehe ich aus folgenden Versuchen: III, IV, V, VI.

Versuch III.

8. November 1911. Hund von $5^1/_2$ kg Gewicht. Es wurden 6 cm³ $1^0/_0$-iges Morphinum muriaticum unter die Haut eingeführt. Hierauf wurden in Chloroformnarkose Arteria coeliaca, Arteria mesenterica superior et Art. mesent. inferior in der Bauchhöhle unterbunden. In das zentrale Ende einer der Mesenterialvenen wurde eine Kanüle eingeführt, um entsprechende Körper durch die Leber zu führen. Arteria cruralis stand mit dem Kymographion

in Verbindung. Der anderen Arteria cruralis wurde das Blut entnommen. In die V. cruralis wurde ebenfalls eine Glaskanüle eingeführt. Nach vollzogener Unterbindung der Arterien gerann das der Arteria cruralis entnommene Blut nach $13^1/_2{}'$. In diesem Augenblick (d. h. um $6^h 29' 30''$) wurden 3 cm^3 $5^0/_0$-iges Pepton Witte in die V. cruralis eingeführt. Der Blutdruck begann nach 15″ zu sinken. Nach Ablauf von 75″ (um $6^h 30' 45''$) erreichte der Blutdruck sein Minimum, er war von 150 mm Hg auf 100 mm gesunken. Das während des Blutdruckminimums entnommene Blut gerann nach 5 Minuten. Nach Einführung derselben Menge von Pepton Witte ohne Unterbindung der Arterien gerinnt das Blut nach Ablauf von wenigstens 2 Stunden nicht. Um $7^h 4' 50''$ (also fast 35 Minuten nach Einführung des Peptons Witte in die V. cruralis) gerann das dem Tiere entnommene Blut nach 9 Minuten. Der Blutdruck stieg auf 150 mm Hg. Damals wurden 30 cm^3 $5^0/_0$-iges Pepton Witte in die V. mesenterica, also direkt in die Leber eingespritzt. Der Blutdruck blieb unverändert und das Blut gerann, wie vorher, nach 9 Minuten. Um mich zu überzeugen, daß Pepton Witte sich nicht in der Leber aufhielt, sondern in den allgemeinen Blutkreislauf gelangte, führte ich in derselben Weise 3 cm^3 $1^0/_0$-iges Atropinum sulfuricum in die V. portae ein: der Blutdruck sank von 130 mm auf 80 mm Hg; ebenfalls nach Einführung von 1 cm^3 Adrenalin 1 : 10.000 in die V. portae stieg der Blutdruck von 100 mm auf 150 mm Hg an. Das in die Leber eingeführte Pepton Witte gelangte also zweifellos in den allgemeinen Blutkreislauf; trotzdem trat weder im Blutdruck noch in der Blutgerinnbarkeit eine Veränderung auf.

Dasselbe Resultat, wie die vorigen, ergab Versuch IV, den ich am 10. November 1911 an einem Hunde von 8 kg Gewicht vornahm. Da sich die Vermutung aufdrängt, daß sich unter den Umständen, unter denen der Versuch III angestellt wurde, in der Leber infolge des durch Unterbindung auch der Arteria hepatica herabgesetzten Ernährungsstandes kein „Antithrombin“ bildet, unterband ich im nächstfolgenden Versuche V die Arteria hepatica nicht.

Versuch V.

11. November 1911. Hund von $6^1/_2$ kg Gewicht. Subkutane Injektion von 6 cm^3 $1^0/_0$-igem Morphinum muriaticum. Arteria me-

senterica superior et inferior, Arteria lienalis, Art. pancreatico-duodenalis und die in den Magen abgehende Arteria wurden in Chloroformnarkose unterbunden. Nur die Arteria hepatica wurde nicht unterbunden.

Vor der Gefäßunterbindung gerann das Blut nach 11 Minuten, nach der Unterbindung nach 8′. Nach Einführung in die V. cruralis von 12 cm³ 5%-igem Pepton Witte gerann 50″ nach der Injektion entnommenes Blut nach 8 Minuten, das 150″ später entnommene nach 6′ und der Blutdruck sank von 90 mm Hg auf 50 mm Hg. Nach Einführung einer gleichen Peptonmenge einem ganz normalen Hunde gerinnt das Blut wenigstens im Laufe von 24 Stunden nicht.

Da jedoch im vorigen Experiment die V. portae unterbunden war und das venöse Blut in die Leber nicht gelangte, so wäre es möglich, daß sich infolge unzureichender Ernährung der Leber durch Blut in derselben kein Antithrombin bilden konnte. Um also eine genügende Blutmenge der Leber zuzuführen, verband ich die Aorta abdominalis mit der V. portae. Zur Verbindung bediente ich mich einer Glaskanüle, durch die ich die V. jugularis desselben Hundes durchzog, um das Gerinnen während des Überganges des Blutes zu vermeiden. Hierauf unterband ich die von der Aorta in den Darmkanal abgehenden Arterien und leitete das Blut aus der Aorta in die Leber über, etwa 45′ nach Unterbindung der Arterien.

Versuch VI.

17. Juni 1912. Hund von 12 kg Gewicht. Es wurden 6 cm³ 1%-iges Morphinum muriaticum unter die Haut eingeführt. In Chloroformnarkose wurde die Aorta abdominalis mit Hilfe einer Glaskanüle, in deren Inneren sich die V. jugularis befand, mit der V. portae in Verbindung gebracht. Nach der Unterbindung der Arteria coeliaca, Art. mesenterica superior et inferior hob sich der Blutdruck von 90 mm Hg auf 140 mm Hg. Das Blut gerann nach 6 Minuten. Ungefähr 45′ nachher wurde aus der Aorta das Blut in die V. portae eingeführt. Das 2 Minuten nach der Einführung entnommene Blut gerann nach 1′. Der Blutdruck ging allmählich herunter; er sank nach 4 Minuten von 130 mm auf 100 mm Hg und erreichte nach Ablauf von noch einer Minute die Höhe von

80 mm Hg. Damals führte ich durch das zentrale Ende der V. mesenterica 30 cm³ 5%-iges Pepton Witte in die Leber ein. Der Blutdruck hob sich zunächst von 80 mm auf 110 mm Hg; erst nach einer Minute erreichte er 84 mm Hg und nach Ablauf von noch einer Minute 80 mm Hg. Das zu dieser Zeit entnommene Blut gerann nach 4 Minuten. Als der Blutdruck 100 mm Hg betrug, wurden 60 cm³ 5%-iges Pepton Witte in die V. mesenterica eingeführt: der Blutdruck sank allmählich auf 60 mm Hg und dann auf 50 mm Hg. Hierauf wurden 6 cm³ 0·1%-iges β-Imidazotyläthylamin in die V. mesenterica injiziert: der Blutdruck sank von 80 mm auf 20 mm Hg. Das ebenfalls in die Leber eingeführte Adrenalin in einer Menge von 1 cm³ 1:10.000 steigerte den Blutdruck von 40 mm auf 70 mm Hg. Die Einführung von 20 cm³ 5%-igem Pepton Witte in die V. cruralis erniedrigte den Blutdruck von 70 mm auf 40 mm Hg. Aus diesem Versuche ist ersichtlich, daß die Blutgerinnung nach Unterbindung der Arterien des Darmkanals beschleunigt wird. Diese Tatsache weist darauf hin, daß das Blut, nachdem es das Kapillarnetz des Verdauungstraktus passiert hat, die Eigenschaft gewinnt, die Gerinnungsfähigkeit herabzusetzen, mit anderen Worten das Blut führt gerinnbarkeitshemmende Körper mit, auch wenn kein Vasodilatin eingeführt worden ist, also unter ganz normalen Bedingungen. Die Einführung von Vasodilatin in die Leber nach länger dauernder Unterbrechung der Blutzirkulation selbst in größeren Gaben, je 2½ cm³ 5%-iges Pepton Witte pro Kilogramm Körpergewicht des Hundes, ruft keine Blutdrucksenkung hervor und die Gerinnbarkeit vermindert sich nur ganz unbedeutend (4′), ist jedoch größer als in der Norm (6′). Erst bei Einführung von 5 cm³ 5%-igem Pepton Witte pro Kilogramm Gewicht fällt der Blutdruck ab. Dagegen genügt die Einführung von 1¼ cm³ 5%-igem Pepton Witte in die V. cruralis, um eine deutliche Blutdrucksenkung zu bewirken. Es stellt sich also heraus, daß Vasodilatin nach vorheriger Unterbrechung der Blutzirkulation in der Leber zerfällt und deshalb bei unmittelbarer Einführung in die Leber die Blutdruckerniedrigung nicht beeinflußt. Es unterliegt keinem Zweifel, wie ich es noch im Jahre 1908 [1]) nachgewiesen habe, daß die Einführung von Pepton Witte in das zentrale Ende der V. me-

[1]) L. Popielski: Über die physiologischen und chemischen Eigenschaften des Peptons Witte. Pflüger's Archiv, Bd. 126, S. 405.

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.
DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

TABLE DES MATIÈRES.

Novembre 1912.

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (*A*) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (*B*) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série *A* ... 8 K; Série *B* ... 10 K.

Les livraisons du »*Bulletin International*« se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie »Spółka Wydawnicza Polska« Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 1 K 40 h.

N° 10 *B.* DÉCEMBRE 1912

BULLETIN INTERNATIONAL DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER DER AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

REIHE *B*: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1913

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR

S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR : *Vacat.*

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

a) Classe de Philologie,

b) Classe d'Histoire et de Philosophie,

c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Academie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński**,
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

18 stycznia 1913.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1913. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

senterica eines ganz normalen Hundes denselben Effekt bewirkt, wie bei Injektion in die V. cruralis. Wenn man auch auf Grund der oben angeführten Versuche ganz sicher behaupten kann, daß die Leber wirklich Antithrombin bildet, so folgt daraus noch immer nicht, daß die Leber der einzige Ort der Antithrombinbildung ist, daß das Antithrombin außer in der Leber in keinem anderen Organe gebildet wird. Deshalb beschloß ich, im nächstfolgenden Versuche die Leber aus dem allgemeinen Blutumlaufe auszuschließen und hierauf Pepton Witte einzuführen.

Versuch VII.

15. November 1911. Hund von 8 kg Gewicht. V. portae wurde mittels der Methode von Queirolo mit der V. cava inferior verbunden und beim Eintritt in die Leber unterbunden. Arteria hepatica wurde ebenfalls unterbunden. Nach Herstellung der Verbindung zwischen den Venen gerann das Blut nach 7 Minuten. Nun wurden 10 cm³ 5%-iges Pepton Witte eingeführt. Das während des Blutdruckminimums entnommene Blut gerann im Verlaufe von 2 Tagen nicht.

Aus dem angeführten Versuche ergibt sich ganz klar, daß außer der Leber auch andere Organe, und zwar der Verdauungstraktus und eventuell auch die Extremitäten an der Bildung von Antithrombin beteiligt sind. Es ist wahrscheinlich, daß das Antithrombin im Endothel der Blutgefäße gebildet wird.

Behufs Lösung der Frage, ob der Durchgang von Pepton Witte durch irgendwelche Blutgefäße, unter anderen auch des Darmtraktus, für die Erscheinung der Ungerinnbarkeit allein ausschlaggebend ist, wurde folgender Versuch ausgeführt. In das zentrale Ende einer von den Mesenterialvenen oder in das periphere Ende der V. portae wurde eine Kanüle so eingeführt, daß durch dieselbe das Blut nach außen fließen konnte. Um die Lungen zu umgehen, wurde Pepton Witte direkt in die Art. carotis eingeführt. Im Momente der Einführung wurde die Aorta abdominalis oberhalb der Art. iliacae, die V. portae dicht an der Leber und in derselben Höhe die V. cava inf. unterbunden. Gleichzeitig wurde Blut aus der V. mesenterica in Probierröhrchen entnommen, wobei eine ganz eigentümliche Erscheinung zutage trat. Das von den V. mesentericae ausfließende Blut gerinnt in den ersten 1—2 Minuten rascher,

und erst ungefähr nach 2 Minuten verringert sich sehr deutlich seine Gerinnbarkeit.

Versuch VIII.

1. Dezember 1911. Hund von 14 kg Gewicht. Es wurden 14 cm³ 1%-iges Morphinum muriaticum unter die Haut injiziert. In Chloroformnarkose wurde in das peripherische Ende einer der Mesenterialvenen eine Kanüle eingeführt. Behufs Injektion von Pepton Witte in das arterielle Blut wurde in das zentrale Ende der linken Arteria carotis eine Kanüle eingeführt. Unter die V. portae und V. cava inferior wurden Ligaturen gebracht, die mit einem Ende an eine dünne Stange befestigt, mit dem anderen die Vene an das flache Ende der Stange drückten, wodurch der Blutkreislauf unterbrochen wurde. Aorta abdominalis war dicht über der Arteria iliaca unterbunden. Vor Einführung des Peptons Witte, nach Abklemmung der V. portae und V. cava inferior gerann das Blut nach 3 Minuten. V. portae und V. cava inferior wurden abgeklemmt; der Blutdruck sank herab. Es wurden 20 cm³ 5%-iges Pepton Witte eingeführt.

Das 10″ nach Peptoninjektion in die Art. carotis entnommene Blut gerann nach 4′

20″	nach 4′
40″	nach 1′
60″	nach 1/2′—1′
1 1/2′	nach 1/2′—1′
100″	nach 6 1/2′
120″ (= 2′)	nach 11 1/2′
140″ (= 2′ 20′)	nach 31′—40′
160″	nach 33′
180″ (= 3′)	nach 24 Stunden
200″ (= 3′ 20″)	nach 24 Stunden.

Dieser Versuch ergab höchst interessante Resultate. Das arterielle Blut kam nach Einführung von 20 cm³ 5%-igem Pepton Witte aus der Mesenterialvene bedeutend verändert heraus. Erst nach Ablauf von 100 Sekunden (die Einführung dauerte zirka 10″ lang) beginnt das Blut zu gerinnen. Nach 60″ bis 90″ gerinnt das Blut sogar schneller. Nach 2 1/2′ gerinnt das Blut deutlich langsamer, und zwar nach 33 Minuten, und das nach 3′ entnommene

Blut gerinnt während 24 Stunden nicht. Im ersten Momente erschien Blut mit einer geringen Beimengung von Pepton Witte, von dem eine ähnliche Gabe auch in vitro die Blutgerinnbarkeit erhöht. Das Pepton Witte war nur mit dem Endothel der Darmblutgefäße während kurzer Zeit in Berührung gekommen. Als das Blut verminderte Gerinnbarkeit zeigte, war das Pepton Witte zweifellos im Blute nicht mehr vorhanden.

Wir haben also hier mit einer langsamen, nachfolgenden Wirkung zu tun, was darauf hinweist, daß die Blutgerinnungsunfähigkeit nicht von dem Vasodilatin, sondern von einem neuen, in den Blutgefäßen entstandenen Körper abhängen kann. Dieser Körper kann sogar bei kurz dauernder Wirkung des Peptons Witte auf das Endothel entstehen. Das unter normalen Bedingungen des Blutkreislaufes eingeführte Pepton Witte wird aus dem Organismus nicht entfernt, sondern verbleibt in demselben und kommt fortwährend mit dem Endothel in Berührung, wodurch die Wirkung auf das Endothel immer stärker und schneller wird. Infolgedessen eben tritt unter normalen Bedingungen eine deutliche Verminderung der Gerinnbarkeit schon nach 30″—40″ hervor, dagegen in unserem Versuche erst nach 2 Minuten. Um die Sammlung und hierauf die Untersuchung des aus einer möglichst großen Anzahl von Mesenterialvenen fließenden Blutes zu erleichtern, fing ich im folgenden Versuche das Blut nicht aus der Mesenterialvene, sondern aus dem zentralen Ende der V. portae auf.

Versuch IX.

2. Dezember 1911. Hund von $6^1/_2$ kg Gewicht. Subkutane Injektion von $6^1/_2$ cm³ $1^0/_0$-igem Morphinum muriaticum. In Chloroformnarkose wurde in das zentrale Ende der V. portae eine Kanüle eingeführt und unter die V. portae dicht vor der Leber und unter die V. cava inferior wurden Ligaturen gebracht. Eine Art. carotis war mit dem Kymographion verbunden. In das zentrale Ende der anderen wurde Pepton Witte eingeführt. Das Blut gerann in der Norm nach 5′.

Um 1^h 32′ 16″ wurden in die Art. carotis 10 cm³ $5^0/_0$-iges Pepton Witte injiziert.

Das 18″ nach der Einführung entnommene Blut gerann nach	5′
36″	10′
1′ 2″	6′
1′ 22″	4′
1′ 42″	8′
2′ 2″	8′
2′ 24″	5′
3′ 02″	5′
3′ 22″	15′ 20″
3′ 44″	30′
4′ 44″	57′
5′ 44″	57′
6′ 44″	55′
7′ 44″	gerinnt nach 5 St. nicht
8′ 44″	„ „ 20 „ „

Um 1^h 44′ (nach 12′) wurde die Abklemmung der Venen beseitigt.

Um 1^h 45′ 10″ entnommenes Blut gerann nach 2^h 30′.

Um 5^h 15′ gerann das Blut aus V. portae nach 3 Minuten.

Um 5^h 17′ wurden in die Art. carotis 10 cm^3 5%-iges Pepton Witte injiziert.

Das 20″ nach der Einführung entnommene Blut gerann nach	4′ 50″
50″	1½′
1′ 20″	4′ 35″
1′ 50″	5′ 45″
2′ 10″	6′
2′ 20″	8′
3′ [illegible]0″	9′
3′ 50″	8½′
4′ 00″	35′
4′ 30″	35′
5′ 30″	nach 2^h noch nicht
8′ 30″	nach 2^h noch nicht

Da sich die Vermutung aufdrängen kann, daß bei Abklemmung der Venen das aus der V. mesenterica kommende Blut von selbst ohne Anteilnahme von Vasodilatin schließlich die Eigenschaft verminderter Gerinnbarkeit gewinnt, beschloß ich einen weiteren

Versuch auszuführen. In diesem Versuche sammelte ich vom Momente der Abklemmung der V. portae und V. cava inferior an in der im Versuch VIII und IX angegebenen Weise je 1′ im Verlaufe von 9 Minuten das der V. mesenterica entströmende Blut, ohne jedoch Vasodilatin einzuführen. Es ergab sich, daß die Blutgerinnbarkeit Schwankungen in den Grenzen von $^1/_2$′ bis 1′ unterliegt und zirka $4^1/_2$ Minuten andauert. Die Blutgerinnungsunfähigkeit hängt also zweifellos von der Einführung des Vasodilatins ab. Da in die Arterie auf dem Wege durch die Mesenterialvene eingeführtes Vasodilatin allein nur mit dem Endothel in Berührung kommt, so geht daraus hervor, daß dieses letztere als Quelle des das Blut ungerinnbar machenden Körpers angesehen werden muß.

Aus diesen Versuchen ergibt sich die Tatsache, daß das Antithrombin im Endothel gebildet wird, daß also auch die Blutgefäße des Darmtraktus der Ort der Antithrombinbildung sind. Beteiligt sich jedoch auch das Gefäßendothel der anderen Körperteile an der Antithrombinbildung?

Zu diesem Behufe schloß ich die hintere Extremität des Hundes vom übrigen Blutumlauf aus. Das Pepton Witte führte ich in das eine der Zweigchen der Arteria cruralis ein und sammelte das Blut zur Untersuchung aus V. cruralis, verhinderte jedoch den Eintritt des Peptons Witte in den allgemeinen Blutkreislauf.

Die erhaltenen Resultate sind aus nachfolgenden Versuchen zu ersehen.

Versuch X.

26. September 1912. Hund von $5^1/_2$ kg Gewicht. Es wurden 5 cm³ $1^0/_0$-iges Morphinum muriaticum unter die Haut eingeführt. In Chloroformnarkose wurden unter die Muskeln der medialen und lateralen Seite Ligaturen angelegt und fest zusammengezogen. Zur Peptoninjektion wurde eine Kanüle in eine kleine Seitenader der Arteria cruralis und behufs Blutsammlung eine andere in das peripherische Ende der V. cruralis eingeführt. Im Momente der Einführung des Peptons Witte floß das Blut der Vene ohne Unterbrechung aus. Nach Peptoneinführung entströmte das Blut bedeutend schneller:

vor der Einführung flossen 10 Tropfen in 22″ aus
nach der Einführung „ „ „ in 6″ „

Das Pepton Witte wurde einigemal eingespritzt und das Blut

in verschiedenen Zeiten nach der Einführung entnommen. Vor der Injektion des Peptons Witte gerann das Blut nach Ablauf von 8 Minuten.

Um $1^{h}\,22'$ wurden 4 cm^3 $5\,^0/_0$-iges Pepton Witte in die Arteria cruralis eingeführt.

Um $1^{h}\,23'$ entnommenes Blut gerann nach 35 Minuten,
„ $1^{h}\,25'$ „ „ „ nach 2 Stunden,
„ $1^{h}\,28'$ „ „ „ nach 18 Minuten.

Um $1^{h}\,29'$ wurden 4 cm^3 $5\,^0/_0$-iges Pepton Witte eingespritzt.

Um $1^{h}\,31'$ entnommenes Blut gerann nach 26 Minuten,
„ $1^{h}\,32'\,30''$ „ „ „ nach $36^1/_2$ „
„ $1^{h}\,34'$ „ „ „ nach $1^{h}\,51'$

Um $1^{h}\,41'\,25''$ wurden noch 4 cm^3 $5\,^0/_0$-iges Pepton Witte eingeführt.

Das um $1^{h}\,46'$ entnommene Blut gerann nach 11 Minuten.

Darauf wurde der Versuch unterbrochen.

Da im oben angeführten Versuche die Muskeln nicht unterbunden waren und man also vermuten konnte, daß das Pepton Witte durch tief gelegene Venen in den allgemeinen Blutkreislauf teilweise gelange, beschloß ich im nächstfolgenden Versuche die Extremitätsmuskeln bis zum Beine selbst durchzuschneiden und erst dann Pepton Witte einzuführen.

Versuch XI.

7. Oktober 1912. Hund von $7^1/_2$ kg Gewicht. In Chloroformnarkose wurden die Muskeln des rechten Schenkels zwischen den Ligaturen unterbunden und durchgeschnitten. Behufs Peptoninjektion wurde eine Glaskanüle in einen Zweig der Arteria cruralis und zur Blutsammlung in die Vena cruralis eingelegt.

Das nach vollzogener Unterbindung aus der V. cruralis entnommene Blut gerann nach 8 Minuten.

Um $6^{h}\,37'\,30''$ wurden 4 cm^3 $5\,^0/_0$-iges Pepton Witte in die Arteria cruralis injiziert.

Um $6^{h}\,37'\,40''$ entnommenes Blut gerann nach 11'
„ $6^{h}\,40'$ „ „ „ „ 10'
„ $6^{h}\,41'$ „ „ „ „ 10'
„ $6^{h}\,43'$ „ „ „ „ 10'
„ $6^{h}\,44'$ „ „ „ „ 8'

Um $6^{h}\,44'$ wurden 4 cm^3 5%-iges Pepton Witte wieder in dieselbe Arterie eingeführt.

Um $6^{h}\,45'$	entnommenes	Blut	gerann	nach	$15'$
„ $6^{h}\,46'\,30''$	„	„	„	„	$10'$
„ $6^{h}\,47'$	„	„	„	„	$13'$
„ $6^{h}\,50'$	„	„	„	„	$6'\,30''$
„ $6^{h}\,51'$	„	„	„	„	$14'$

Um $6^{h}\,52'\,30''$ abends Injektion von 8 cm^3 5%-igem Pepton Witte.

Das um $6^{h}\,54'\,30''$ entnommene Blut gerann nach 17 Minuten.

Der eine unbedeutende Teil (I) des um $6^{h}\,56'$ entnommenen Blutes gerann nach 56 Min. (ein weiches Gerinnsel). Der zweite flüssige Teil (II) wurde in eine andere Eprouvette überleert. Nach Ablauf von 2 Stunden erfolgte eine Trennung der morphotischen Bestandteile des Blutes von dem Plasma und das Blut gerann während der dreitägigen Beobachtung nicht. Der erste Blutteil (I) begann schon an demselben Tage zu zerfließen, und am zweiten Tage war das Gerinnsel stark aufgelöst und weich.

Es gewinnt also das Blut zweifellos auch in den Gefäßen der Extremitäten die Eigenschaft der Blutgerinnungsunfähigkeit unter dem Einfluß von Pepton Witte. Jedoch reichen die Gefäße der Extremitäten allein nicht aus, um das ganze Blut des Organismus ungerinnbar zu machen. Die Ursache hiefür dürfen wir ohne Zweifel in der starken Verdünnung des Antithrombins im allgemeinen Blutkreislaufe suchen.

Besteht nun ein solcher Körper wirklich? Im Bejahungsfalle sollte das nach Einführung von Vasodilatin in die Blutbahn erhaltene Blut, respektive das nicht gerinnbare Blutplasma, zum normalen Blut hinzugefügt, dessen Gerinnen hintanhalten. Um diese Frage zu entscheiden, wurde einem Hunde Vasodilatin in Form von Hormonal eingeführt. Das erhaltene Blut wurde zentrifugiert und in Mengen von je $1/2$, 1. 2 cm^3 von dem farblosen, klaren Plasma zu 5 cm^3 normalen Blutes von einem anderen Hund zugesetzt. Das Blut zeigte eine verringerte Gerinnbarkeit, wie folgende Zahlen beweisen. Blut $+\ 1/2$ cm^3 Plasma gerinnt nach $48'$; mit 1 cm^3 Plasma versetzt, nach $1^{h}\,30'$; mit 2 cm^3 nach 3 Stunden. Durch Kochen des Plasmas wird der Stoff großenteils gefällt, aber nicht gänzlich. Man kann vermuten, daß diese Abschwächung der Wirkung durch die Fällung bedingt wird, es wird ein großer Teil

mitgerissen, das Kochen aber vernichtet ihn nicht. Weitere in dieser Richtung unternommene Untersuchungen werden hoffentlich auf die chemischen Eigenschaften dieses Körpers besseres Licht werfen. Für alle Fälle ist es eine wichtige Tatsache, daß ein solcher Körper besteht und daß er mit Vasodilatin nicht identisch ist.

Aus den angeführten Versuchen geht hervor, daß die Ungerinnbarkeit des Blutes im Organismus unter dem Einfluß von Pepton Witte durch Einwirkung auf das Endothel der erweiterten Gefäße, besonders der Leber und des Darmtraktus zustande kommt. Hiebei bildet sich ein neuer Körper, welcher die Gerinnbarkeit aufhebt, das Antithrombin. Im Pepton Witte selbst gibt es keinen besonderen Stoff, welcher, in den Organismus eingeführt, die Blutgerinnung aufhebt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß ein Peptozym [1]), welches Hofmeister annimmt, im Pepton Wite nicht enthalten ist. Die Entstehung von Antithrombin im Endothelium steht in enger Beziehung zu der Erweiterung der Blutgefäße. Die Dilatation der Blutgefäße an und für sich führt nicht zur Ungerinnbarkeit des Blutes, denn die durch Reizung des zentralen Endes des N. depressor so wie durch Verwendung von β-Imidazotyläthylamin bewirkte Erweiterung der Gefäße des Darmtraktus hat keine Ungerinnbarkeit des Blutes zur Folge.

Dieser neue Körper, von welchem bei Einführung von Vasodilatin ins Blut die Nichtgerinnbarkeit abhängt, entsteht nur im Blut und höchstwahrscheinlich in Gegenwart von Plasma, wie dies aus Nolf's Untersuchungen folgt. Nolf führte durch die Leber Pepton Witte mit Hinzufügung von Blut, Ringer'scher Lösung, Plasma und roten Blutkörperchen hindurch, und es zeigte sich hiebei, daß es genügt, Pepton Witte dem Plasma beizumischen, um die Entstehung von Antithrombin in der Leber herbeizuführen. Bemerkenswert ist ferner die Erscheinung, daß Durchleitung von Vasodilatin durch isolierte Organe: Herz und Extremitäten in Locke's Flüssigkeit keine Erweiterung der Blutgefäße bewirkt. Diese Tatsachen sind ein Beweis mehr, daß nicht Vasodilatin selbst, sondern der neue, im Blute entstandene Körper die Erweiterung der Blutgefäße hervorruft. Es braucht nicht erst besonders hervorgehoben zu werden, welche große Bedeutung diesen Tatsachen für die Lehre von der Immunisation zukommt. Ist nun die-

[1]) Spiro und Pick. Zeitschrift für physiol. Chemie, Bd. 31, S. 235.

ser die Blutgefäßerweiterung bewirkende Körper identisch mit demjenigen, der die Nichtgerinnbarkeit des Blutes (Antithrombin) hervorruft? Es scheint dies nicht der Fall zu sein. Dieser Schluß ergibt sich daraus, daß das nach Einführung von Vasodilatin entnommene, nicht gerinnungsfähige Blut als solches oder das daraus erhaltene Plasma, einem anderen normalen Tiere injiziert, keine Blutdrucksenkung bewirkt.

Experimente in dieser Richtung werden fortgesetzt und versprechen wichtige Ergebnisse.

Der einzige wirksame Stoff im Pepton Witte ist Vasodilatin.

Das Vasodilatin ist keine Albumose und kein Pepton. Es besteht aus: N, C, H und sicherlich auch O. Weder Schwefel noch Phosphor sind darin zu finden. Das Fehlen von Phosphor wurde außer auf chemischem Wege noch folgendermaßen konstatiert. Ovalbumin enthält kein Phosphor, während man bei der Digestion mit geringen Mengen von Pankreassaft oder Magensaft Vasodilatin erhält. Mit Rücksicht darauf, daß Vasodilatin schon in sehr geringen Mengen einen energischen Einfluß auf den Organismus ausübt und durch den Dialysator hindurchgeht, kann man vermuten, daß es eine einfache chemische Konstruktion und kein großes Molekulargewicht besitzt. Da die Gewinnung von großen Mengen dieses Stoffes recht umständlich ist, so gestaltet sich auch die chemische Analyse recht schwierig. Vasodilatin ist kein Cholin. Die Ansicht, als wäre Cholin mit Vasodilatin identisch, ist bis nun nur von Lohmann[1]) allein vertreten trotz allen dagegen sprechenden Tatsachen. Vasodilatin unterscheidet sich von Cholin sowohl in chemischer als auch in physiologischer Hinsicht. Das letztere hebt den Blutdruck, übt aber sonst keinen Einfluß auf den Organismus aus. Die demselben von Lohmann, Abderhalden und F. Müller zugeschriebene Blutdrucksenkung stammt von verunreinigtem oder zersetztem Cholin. Trotz der Verunreinigung kann Cholin keinen Geruch von Trimethylamin haben; die Verunreinigung findet bei ungeeigneter Art und Weise der Gewinnung von reinem Cholin statt. Abderhalden's Methode mittelst Kristallisierung von Cholinchlorid gibt kein reines Cholin, da es unmöglich ist, die gleichzeitig mit Cholin bei dessen synthetischer Bereitung

[1]) A. Lohmann. Über einige Bestandteile der Nebennieren, Schilddrüsen und Hoden. Zeitschrift für Biologie, 56 B., 1911, S. 4.

entstehenden Muskarinstoffe zu entfernen. Das von Abderhalden zu physiologischen Versuchen mir zugesandte Cholin war mehr oder weniger zersetzt, denn es hatte einen merklichen Geruch nach Trimethylamin. Es zeigte auch die für ein zersetztes Cholin charakteristischen Wirkungen: Blutdrucksenkung mit nachfolgender Erhöhung. Weitere Einführungen, insbesondere von größeren Dosen hatten sofortige Blutdrucksteigerung und Pulsbeschleunigung zur Folge. Als ich Herrn Abderhalden eine kurze briefliche Mitteilung meinerseits über die Ergebnisse meiner Versuche mit Cholin gemacht hatte, veröffentlichte dieser darauf hin, ohne weitere spezielle Berichte abzuwarten, daß sein Cholin, wenn ihm der Geruch nach Trimethylamin nicht anhaftet, die Blutdrucksenkung und das mir zugesandte, das diesen Geruch besaß, eine Blutdrucksteigerung bewirken. Daraus schloß Abderhalden, Cholin setze den Blutdruck herab, obwohl er die charakteristischeste Wirkung des Cholins in der Steigerung[1]) des Blutdruckes nach vorheriger Einführung von Atropin erblickt. Chemisch bestehen ebenfalls prinzipielle Unterschiede zwischen Cholin und Vasodilatin. Cholin wird gefällt durch Chlorplatin, Chlorgold und Chlorkadmium, während Vasodilatin durch obige Reagenzien keine Fällung gibt. Dale[2]) meinte, daß β Imidazotyläthylamin (β-I) ein Bestandteil des Vasodilatins sei, und zwar deshalb, weil es den Blutdruck erniedrigt und ein ähnliches Bild der Allgemeinwirkung gibt wie Vasodilatin. Jede Blutdrucksenkung ruft jedoch dieselben Erscheinungen der Allgemeinwirkung hervor, unabhängig von der Ursache der Senkung. β-I. und Vasodilatin zeigen so grundsätzliche Unterschiede voneinander, daß von einer Identifizierung derselben keine Rede sein kann, ebenso wenig von einer Verwandtschaft im Sinne Dale's. β I. kristallisiert leicht mit Chlorplatin und Gold, während Vasodilatin diese Kristallisationseigenschaft nicht zeigt. Die Anwesenheit von β-I. in der Darmschleimhaut[3]) — von Dale konstatiert — ist leicht erklärlich in Anbetracht der Verwesungsprozesse im Darm.

[1]) E. Abderhalden und F. Müller. Weitere Beiträge über die Wirkung des Cholins (Cholin Chlorhydrat) auf den Blutdruck. Zeitschrift für physiol. Chemie. B. 74, 1911, S. 270.

[2]) Dale u. Laidlaw. The physiol. Action of β-imidazotyläthylamine. Journ. of Physiology. Vol. XLI, S. 318.

[3]) Berger u. Dale. β-I. a depressor constituent of intestinal mucose. Journal of Physiology, Vol. XL, S. 400.

Im Pepton Witte und in anderen Organextrakten findet sich β-I. nicht.

Auch in physiologischer Beziehung bestehen prinzipielle Unterschiede zwischen diesen beiden Körpern. β-I. bewirkt trotz der Blutdrucksenkung keine Ungerinnbarkeit des Blutes. Umgekehrt, steigt in Versuchen ohne Morphin und Chloroform die Gerinnbarkeit[1]) bedeutend. Weiters ruft β-I. keine Sekretion von Pankreassaft hervor. Immunisierung tritt bei β-I. ebensowenig ein. Die Blutdrucksenkung und das Bild der Allgemeinwirkung waren der Grund, warum einige Autoren β-I. als Ursache des anaphylaktischen Shocks ansahen, eine Folgerung, die vollkommen unbegründet ist. Bei diesem erscheint außer der Blutdrucksenkung, der Ungerinnbarkeit des Blutes und der Sekretion von Pankreassaft (Modrakowski[2]) auch Immunisierung.

Fürth spricht in seinem Buch: „Probleme der physiologischen und pathologischen Chemie". Leipzig, 1912, S. 187, die Meinung aus, Vasodilatin sei ein Cholinderivat,— eine ganz ungerechtfertigte Ansicht. Die Zersetzungsprodukte des Cholins wirken auf das Herz schädlich und setzen infolgedessen den Blutdruck herab; Vasodilatin erniedrigt den Blutdruck durch Erweiterung der Blutgefäße. Vasodilatin erhält man beim Digerieren von Kasein, Ovalbumin und Fibrin, also Eiweißstoffe ohne Cholin. In wässerigen Organextrakten findet sich kein Cholin, welches jedoch bei energischen chemischen Prozeduren, die zu seiner Erhaltung verwendet werden, erhalten werden kann, und zwar infolge des Zerfalls von Lezithin. das sich in allen Organen findet. Auf Grund der bisherigen Resultate muß Vasodilatin als ein einheitlicher Körper betrachtet werden, mit Eigenschaften, die von denen aller anderen Körper verschieden sind.

Der Inhalt obiger Arbeit läßt sich folgenderweise kurz zusammenfassen:

1) Wird reines Vasodilatin dem aus Arterien entnommenen Blute hinzugefügt, so bewirkt es eine Verlangsamung der Blutgerinnbarkeit nicht.

[1]) G. Modrakowski. Über die Grunderscheinungen des anaphylaktischen Shocks. Archiv für experim. Pathol. und Pharmakol. Bd. 69, 1912, S. 75.

[2]) A. a. O., S. 71 und 72.

2) Vasodilatin bewirkt nur bei direkter Einführung ins Blut des Tieres die Ungerinnbarkeit.

3) Die Erscheinung der Nichtgerinnbarkeit des Blutes verläuft immer parallel zur Blutdrucksenkung und beide Erscheinungen lassen sich auf chemischem Wege nicht voneinander scheiden.

4) Durch Eliminierung der Gefäße, besonders des Darmtraktus und der Leber erhält man nach Vasodilatin nur eine Blutdrucksenkung ohne Ungerinnbarkeit des Blutes.

5) Die Nichtgerinnbarkeit entsteht infolge der Einwirkung von Vasodilatin auf das Endothelium der erweiterten Blutgefäße des Darmtraktus, der Leber und der Extremitäten.

6) Die Erweiterung der Blutgefäße allein, durch Reizung des N. depressor oder durch β-Imidazotyläthylamin hervorgerufen, bewirkt keine Ungerinnbarkeit des Blutes.

7) Die Erscheinung der Immunisierung gegen Vasodilatin beruht auf Beseitigung eines gewissen Körpers, eines Vermittlers, mit Hilfe dessen Vasodilatin seine Wirkung äußert.

8) Die Resistenz der Kaninchen und Katzen gegen Vasodilatin hängt von gewissen Eigenschaften des Blutes ab, in deren Gegenwart der wirksame Stoff durch Verbindung mit Vasodilatin nicht entsteht.

9) Vasodilatin ist ein chemisch einheitlicher Körper, es ist weder Cholin, noch β-Imidazotyläthylamin, noch entsteht es durch Zerfall von Cholin.

10) Vasodilatin unterscheidet sich von Hirudin, das zu den Antithrombinen gezählt wird, welche vor allem in vitro wirksam sind.

Model prądów czynnościowych w mięśniach. — Ein Modell der Aktionsströme des Muskels.

Mémoire

de M. ***N. CYBULSKI*** m. t.

présenté dans la séance du 2 Décembre 1912.

(Planches LXI et LXII).

Bei der Betrachtung der eventuellen Quellen der Aktionsströme des Muskels [1]) habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß die chemischen Umsetzungen, welche während der Erregung der Muskelelemente in denselben stattfinden, und die Diffusion der durch die Zersetzung der erregten Muskelelemente neu entstehenden chemischen Verbindungen diese Quellen bilden können.

Wenn wir uns denken, daß sich in der Muskelfibrille *AB* (Fig. 1) die Erregung von *A* bis *B* fortpflanzt und daß die Linie *ab* die Grenze zwischen dem tätigen und dem ruhenden Muskelprotoplasma darstellt, ferner wenn wir in dieser Gegend an der Oberfläche der Muskelfibrille die mit dem Galvanometer verbundenen Elektroden E und E_1 anlegen, wird dasselbe im Moment des neben der Elektrode vorübergehenden tätigen Zustandes einen Strom von der mit Pfeilchen in der Figur dargestellten Richtung anzeigen. Es wird stets dieselbe Richtung sein, in welcher sich die Erregung fortpflanzt. Aus der Stromrichtung ersehen wir, daß die entstandene Potentialdifferenz ihren positiven Pol in der ruhenden Muskelpartie besitzt, d. h. durch positive Ionen entstanden ist, während sich der negative Pol in der erregten Muskelpartie befindet. Da wir den Muskel als einen halbflüssigen Körper, welcher gewisse Elektrolyte enthält, betrachten müssen, so müssen wir annehmen, daß diese

[1]) Die elektrischen Ströme der tätigen Muskeln, deren Charakter und Eigenschaften. Rozpr. Wydz. mat. przyrod. Ak. Umiej. Ser. B., S. 52, u. Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie, Mai 1912.

Potentialdifferenz zwischen der erregten und der ruhenden Muskelpartie nur durch die Entstehung einer Doppelschicht von Ionen im Zusammenhange mit der ungleichen Bewegungsgeschwindigkeit derselben bedingt werden kann. Da alle bisherigen Versuche dafür sprechen, daß der Muskel im tätigen Zustande sauer wird, so drängt sich die Annahme auf, daß die Zersetzung des Muskelprotoplasmas während der Erregung durch Bildung irgend einer Säure (Milchsäure) bedingt wird und daß im Moment der Bildung dieser Säure die beweglicheren Wasserstoffionen den trägeren negativen Säureionen in ihrer Wanderung in der Richtung zum ruhenden Proto-

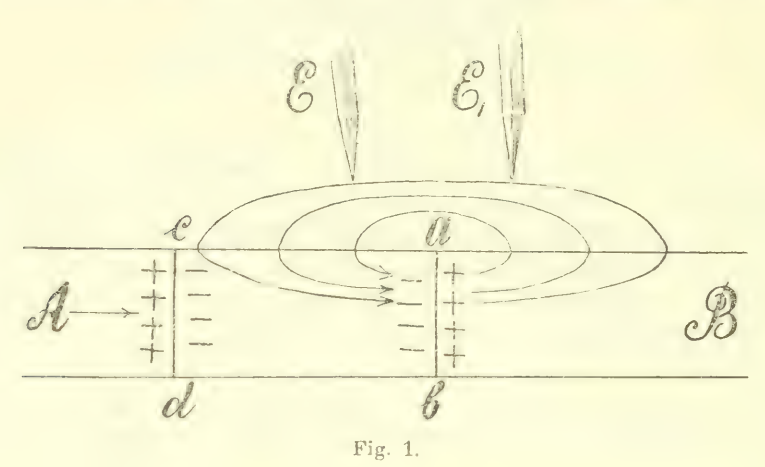


Fig. 1.

plasma vorangehen. Diese momentan entstehende Gruppierung der Ionen bewirkt die Potentialdifferenz an der genannten Grenze.

In der eingangs zitierten Arbeit habe ich auch den Umstand hervorgehoben, daß die Potentialdifferenz um so größer wird, je größer die von den Elektroden eingenommene Strecke ist; es wäre daraus zu schließen, daß wenigstens in den quergestreiften Muskeln eine derartige Gruppierung der Ionen eigentlich in gesonderten Kammern stattfinden muß und daß offenbar die Potentialdifferenz umso größer sein muß, je mehr solche Kammern die Elektroden umfassen. Daß wir dabei keine exakte Proportionalität beobachten, welche stattfinden müßte, wenn die Reihe von Kammern nacheinander geschaltet wäre, ist dadurch zu erklären, daß das Galvanometer eine Nebenschließung des Stromes bildet, welcher im Muskel selbst fließt und für welchen die neben den Muskelfibrillen im

Muskel vorhandenen Flüssigkeiten und Gewebselemente als Leiter dienen. Da der Widerstand des Galvanometers und der Elektroden konstant ist, der Widerstand aber der erwähnten Leiter im Muskel veränderlich und der Berechnung unzugänglich ist, so muß die Potentialdifferenz zwischen den Elektroden nicht nur von der elektromotorischen Kraft des Muskels, sondern auch von der jeweiligen Beziehung des bekannten Widerstandes im Galvanometer zu den unbekannten Widerständen im Muskel abhängig sein; infolgedessen muß die im Galvanometer beobachtete Stromstärke in jedem besonderen Fall bei jeder neuen Anlegung der Elektroden einen an-

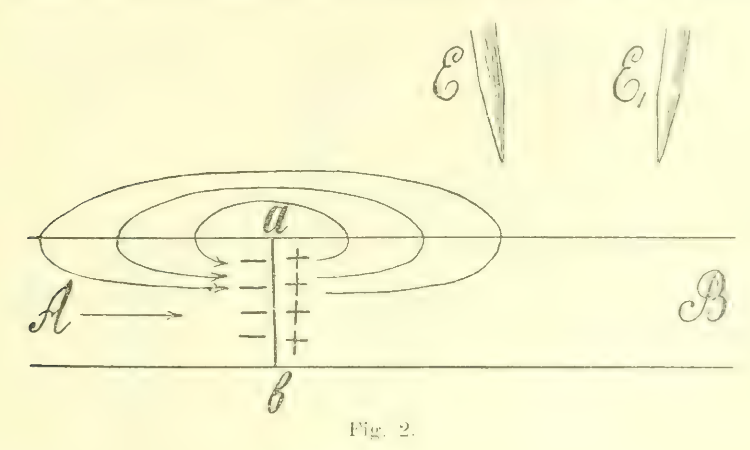


Fig. 2.

deren Betrag haben und die Veränderungen derselben können keine genaue Proportionalität zum Elektrodenabstand zeigen.

Die Muskelerregung entsteht bekanntlich an einer gewissen Stelle und pflanzt sich dann der ganzen Fibrille entlang fort. Infolgedessen muß also tatsächlich die Potentialdifferenz immer weiter auf neue Partien der Faser übergehen und bei dieser Fortpflanzung eine gewisse Geschwindigkeit besitzen, welche z. B. für die Muskeln des Frosches 2—3 m in der Sekunde beträgt. Wenn wir uns vorstellen, daß die Faser an der Stelle *A* (Fig. 2) erregt wird und daß sich diese Erregung mit einer gewissen Geschwindigkeit von *A* bis *B* fortpflanzt, so sehen wir, daß es einen Zeitabschnitt geben muß, wo sich die Potentialdifferenz vor den Elektroden auf der Strecke *A*—*ab* befindet und auf die Elektroden keine Wirkung ausübt (Fig. 2). Die Wirkung beginnt erst dann, wenn die Erregung die erste Elektrode erreicht, und zwar gibt es einen

Moment, in welchem die Erregung vom Bereich der positiven Ionen eingenommen wird; in der Tat zeigt das empfindliche Galvanometer von Einthoven manchmal auf der photographischen Platte eine kurze Schwankung an, welche beweist, daß die Elektrode E positiv geworden ist. Diese Wirkung ist aber sehr kurz, die Erregung geht schnell im Muskel an der Elektrode vorbei, so daß sich diese sofort im Bereich des negativen Poles befindet, während die andere Elektrode E_1 positiv wird. Es entsteht dann der bereits erwähnte absteigende Strom, welcher von Hermann als die erste Phase angenommen wird. Nach einer gewissen Zeit erreicht der

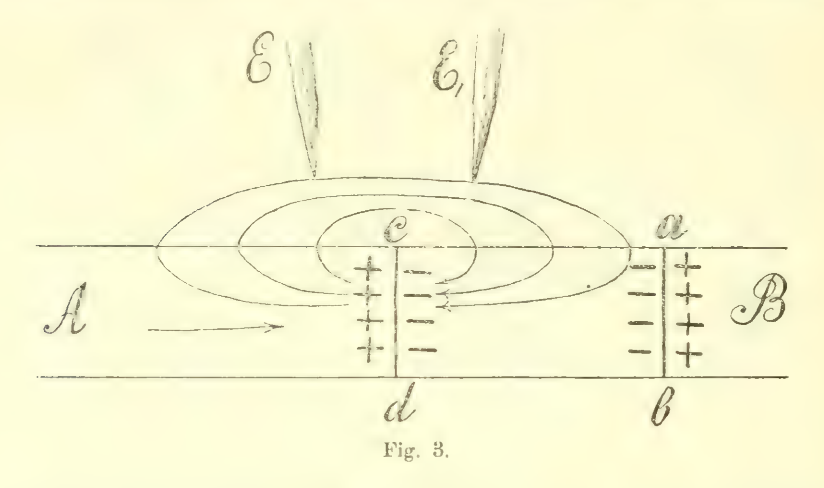


Fig. 3.

Erregungszustand die andere Elektrode und dann müßte eigentlich das Galvanometer in die Nulllage zurückkehren. Dies kommt zwar gelegentlich vor, doch in der Regel erreicht das Galvanometer nicht nur die Nulllage, sondern macht einen stärkeren oder schwächeren Ausschlag in entgegengesetzter Richtung und kehrt erst dann in die Nulllage endgültig zurück. Dieser Umstand weist darauf hin, daß im Muskel nach der ersten Periode ein neuer Strom von entgegengesetzter Richtung entsteht, offenbar infolge einer neuen, entgegengesetzten Potentialdifferenz. Am Froschmuskel beobachten wir diese Erscheinung dann, wenn die Erregung schon längst das Muskelende erreicht hat, wie man sich durch einfache Berechnung der dazu erforderlichen Zeit überzeugen kann. Wir können uns diesen neuen Strom, der immer nach dem ersten in einer bestimmten Zeitperiode auftritt, durch die Annahme erklären, daß nach

der Erregung, die mit einer gewissen, in jeder Muskelpartikel eine Zeitlang dauernden, chemischen Umsetzung verbunden ist, der entgegengesetzte Prozeß stattfindet in der Art einer gewissen Reversibilität; es entsteht dadurch ebenfalls eine Potentialdifferenz, aber in umgekehrtem Sinn (Fig. 3 *cd*).

Diese neue Potentialdifferenz, welche gleichfalls nach und nach in neuen Muskelpartikeln entsteht und sich mit derselben Geschwindigkeit in der Faser fortpflanzt, erzeugt offenbar, indem sie an den Elektroden vorbeigeht, einen neuen Strom in entgegengesetzter Richtung. Wir sehen also, daß die Frage der Entstehung der im Galvanometer beobachteten Aktionsströme sich schließlich zurückführen läßt auf die Fortpflanzung in der Faser von zwei entgegengesetzten Potentialdifferenzen in einem Medium, das für diese Differenzen eine Schließung bietet und in dem offenbar entsprechende Ströme entstehen. Die Galvanometerelektroden, welche dieses Medium berühren, bilden für diese Ströme nichts mehr als einen einfachen Nebenschluß.

Alle diese Bedingungen werden im folgenden Modell erfüllt; die Identität der an diesem Modell erzielten Ergebnisse mit den am Muskel beobachteten Tatsachen kann sicher als Beweis für die Richtigkeit der oben entwickelten Hypothese dienen. Das Modell ist in Fig. 1, Taf. LXI dargestellt.

In die Glaswanne *GB*, welche eine 3—4 mm starke Schicht von konzentriertem Zinksulfat enthält, werden ungefähr in der Mitte 3 starke Zinkdrähte *ABC* vertikal eingestellt; die zugespitzten Enden der Drähte werden sorgfältig gereinigt und amalgamiert. Die Drähte stehen vertikal in Glasröhrchen, welche in entsprechenden Stativen befestigt sind. Von den oberen Enden der Zinkdrähte gehen gewöhnliche Kupferdrähte zu dem Schlüssel S_0, der sie mit dem Galvanometer verbindet. Die gegenseitige Entfernung zwischen den in die Flüssigkeit versenkten Zinkdrähten kann offenbar willkürlich gewählt werden Sie betrug in meinem Versuche 30 mm. Über der Wanne *GB* läuft auf besonderen Schienen der Wagen *w*, welcher mit einem Häkchen h_1 versehen und am anderen Ende an der Feder *F* befestigt ist. Das Häkchen h_1 hält die Feder in Spannung mit Hilfe eines anderen an der Achse befestigten und infolgedessen beweglichen Häkchens h_2. Wenn wir mit Hilfe des Fadens *f* das obere Häkchen h_2 herabziehen, dann wird das untere Häkchen h_1 frei, und die Feder *F* zieht den Wa-

gen mit einer beträchtlichen Geschwindigkeit nach der anderen Seite hin.

Im Wagen befinden sich vier ebenfalls amalgamierte und zugespitzte, 3 mm dicke Zinkdrähte, welche aber in die Flüssigkeit nur auf 2 mm versenkt sind Das eine Paar dieser Drähte *a* und *b* sind mit einem Daniell Ds_2 durch Drähte und die Schlüssel S_3 und S_4, das andere Paar *c* und *d* ist ähnlich mit einem anderen Element Ds_1 verbunden. Wenn die Schlüssel S_2 und S_3 geschlossen, die Schlüssel S_1 und S_4 aber offen sind, dann fließt der Strom von den Elementen durch die Drähte *ab* und *cd* und durch das Zinksulfat. Die Verbindung der Drähte mit den Polen der Elemente ist so eingerichtet, daß *a* und *d* positiv, *b* und *c* negativ sind.

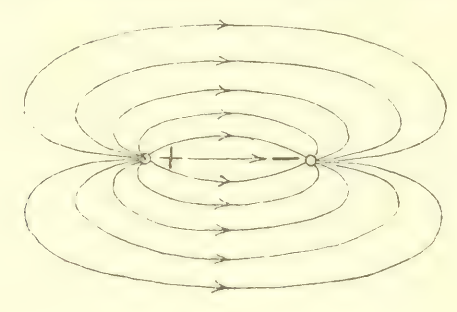


Fig. 4.

Bekanntlich fließt der durch zwei zugespitzte Drähte von den Elementen zur Flüssigkeit zugeleitete Strom durch dieselben nicht nur zwischen den Drähten, sondern auch in einer gewissen Entfernung von denselben, immer größere Kreise beschreibend, in der Richtung der Kraftlinien. (Fig. 4).

Jede solche Linie stellt einen größeren oder kleineren Potentialabfall dar, der Entfernung von der Mittellinie entsprechend. Wenn wir auf einer dieser Kraftlinien zwei mit dem Galvanometer verbundene Elektroden aufstellen, dann wird das Galvanometer einen Nebenschluß für diesen Stromverlauf bieten und einen Strom von derselben Richtung wie in der betreffenden Kraftlinie anzeigen. (Fig. 5).

Wenn sich nun der Wagen neben den Elektroden *AB* in einer Entfernung von 25—30 mm bewegt und wenn der eine oder der andere oder beide Ströme geschlossen werden und ein Elektrodenpaar *AB* mit dem Galvanometer verbunden ist, dann wird

dasselbe uns einen Strom von der entsprechenden Richtung anzeigen in dem Moment, wo die Stromlinien des Wagens sich während seiner Bewegung im Bereich der Elektroden befinden. Infolge der großen Geschwindigkeit des Wagens sind die Ausschläge des Galvanometerfadens so schnell, daß man sie kaum verfolgen kann; zur genauen Analyse des Ausschlages müssen sie photographiert werden. Um sie in dem Moment abzufangen, wo die Platte sich im Fallapparat vor dem Spalt befindet, bediente ich mich einer besonderen,

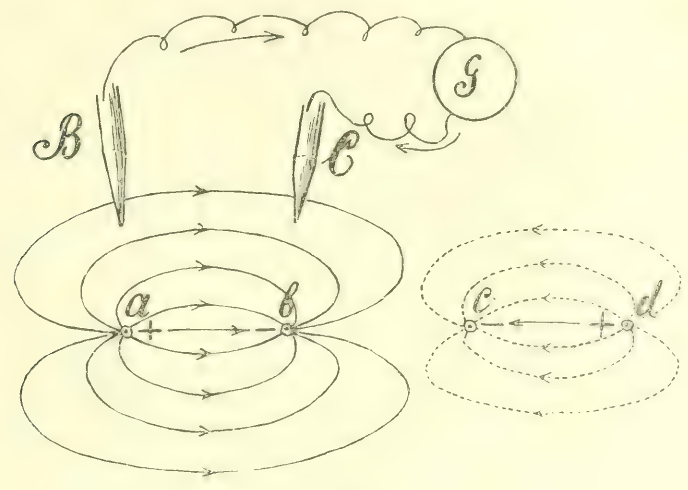


Fig. 5.

in der Fig. mit *HH* bezeichneten Vorrichtung (Hammer von H e l m h o l t z). Die photographische Platte im Fallapparat (Kassette) öffnet während ihrer Bewegung den Strom der Elektromagneten *Em*, welche den Hammer hochhielten. Der fallende Hammer schlägt auf den Hebel *D* an, so daß dieser den mit dem Häkchen h_2 verbundenen Faden *f* anzieht, wodurch das Häkchen h_1 und die den Wagen spannende Feder frei wird. Unter der Wirkung der Feder verschiebt sich der Wagen auf den Schienen auf die andere Seite der Wanne und verursacht, indem er sich an den Elektroden vorbeibewegt, den Ausschlag des Galvanometerfadens, und zwar genau in demselben Moment, wo sich die Platte vor dem Spalt befindet.

Die hier beschriebene Vorrichtung bietet eine vollkommene Analogie zu den im Muskel stattfindenden Vorgängen, wenn sich die Erregung in den Fasern fortpflanzt. Wenn die beiden Ströme ge-

schlossen werden, haben wir nämlich an den Drähten *abcd* zwei Potentialdifferenzen, von welchen die vorangehende *a* und *b* vorne positiv und hinten negativ ist, während die in einer Entfernung von 1—20 mm nach ihr folgende Differenz *c* und *d* vorne negativ und hinten positiv ist. Wenn wir mit dem Galvanometer *A* und *B* wie in Fig. 1, Taf. LXI oder *B* und *C* oder aber *A* und *C* verbinden, dann erhalten wir im Galvanometer eine Kurve, die vollkommen an die durch die Tätigkeit des Muskels bedingte, zweiphasige Kurve erinnert. Wenn sich vor den Elektroden *B* und *C* der Strom *ab* befindet, dann entsteht der der ersten Phase entsprechende Ausschlag. Wenn dann der Strom *cd* passiert, dann erhalten wir die zweite Phase des Muskelstromes (Fig. 2, Taf. LXII). Wenn dasselbe ausgeführt wird, indem die Elektroden *AB* mit dem Galvanometer verbunden werden, dann erhalten wir eine vollkommen analoge zweiphasige Kurve, welche nur etwas später als die erste entsteht. Aus dieser Verspätung können wir genau die Bewegungsgeschwindigkeit des Wagens berechnen, wenn wir die Lage der Elektroden berücksichtigen.

Unser Modell gestattet auch festzustellen, daß, wenn sich an den Elektroden *AB* oder *BC* nur eine Potentialdifferenz *ab* oder *cd* bewegt, wir auf der photographischen Platte immer nur eine Phase erhalten; im ersten Fall wird es die erste Phase ohne jede Spur von Ausschlag in der Richtung der zweiten Phase, Fig. 3, Taf. LXII sein, in dem anderen Fall umgekehrt, Fig. 4, Taf. LXII.

Da in den Muskeln die erste Phase konstant auftritt, die zweite aber nicht konstant und von wechselndem Charakter ist, so erlaubt uns unser Modell, auch diesen Umstand aufzuklären, und zwar in dem Sinne, daß er lediglich durch die wechselnde Intensität des zweiten Stromes *cd* bedingt sein kann; wir können nämlich diese Phase im Vergleich mit der ersten verkleinern oder vergrößern, verlängern oder verkürzen durch die Veränderung der Intensität des zweiten Stromes und des Abstandes der Dräte *cd*, so daß, wenn die Intensität des Stromes sehr gering wird, die zweite Phase gänzlich verschwindet. Somit spricht die an den Muskeln beobachtete Erscheinung dafür, daß die zweite durch den Anabolismus bedingte Restitutionsphase veränderlich und gewissermaßen für die Individualität des Muskels charakteristisch ist, indem sie die anabolischen Fähigkeiten desselben im entsprechenden Moment wiederspiegelt.

In der beschriebenen Vorrichtung kann man den von außen zu-

geleiteten Strom durch einen anderen im Wagen selbst entstehenden ersetzen, indem man dort zwei Paare von Zink- und Kupferdrähten anbringt, und zwar in folgender Anordnung:

a — Zinkdraht.
b — Kupferdraht,
c — Kupferdraht,
d — Zinkdraht.

Wenn wir jedes Paar untereinander metallisch verbinden und in die Flüssigkeit in der Wanne eintauchen, dann bekommen wir zwei Kettenpaare, da die Flüssigkeit der Wanne die innere Schließung bildet.

Da bei dieser Anordnung der Strom zwischen Zink und Kupfer in derselben Richtung wie bei der bereits beschriebenen Zuleitung von außen fließen wird, so werden wir genau so wie früher bei der raschen Bewegung des Wagens an beiden Elektroden zweiphasische Kurven erhalten.

Diese Anordnung gestattet leider nicht, die Intensität der beiden Ströme beliebig zu variieren.

Obgleich eine Analogie niemals als ein strikter Beweis für die Richtigkeit einer Annahme gelten darf, so scheint dennoch in unserem Fall die vollkommene Übereinstimmung der am Muskel beobachteten mit den an unserem Modell erhältlichen Erscheinungen für einen nicht voreingenommenen Leser sicher stark für die Richtigkeit unserer eingangs entwickelten Hypothese zu sprechen. Unser Modell gewinnt aber eine noch größere Bedeutung, unsere Analogie erreicht nahezu die Exaktheit eines wissenschaftlichen Beweises, wenn wir an der Hand unserer Vorrichtung die von P. Hoffmann veröffentlichten Experimente zu kontrollieren versuchen [1]. Der Autor tritt in seiner Arbeit für die Hermann'sche Hypothese ein und glaubt, neue Beweise gefunden zu haben, die für ihre Richtigkeit sprechen. Zu diesem Zwecke legt P. Hoffmann nicht, wie üblich, zwei Elektroden dem Muskel an, sondern drei, indem die mittlere mit dem einen, die seitlichen aber mit dem anderen Kontakt des Galvanometers verbunden sind. Wenn wir bei solcher Anordnung den Muskel bloß von der einen Seite reizen

[1] Das Verhalten zweier Erregungswellen, die sich in der Muskelfaser begegnen. Zeitschrift für Biologie, 1912, Bd. 59, Heft 1.

dann bekommen wir ein Photogramm eines dreiphasischen Stromes, indem die erste und die dritte Phase gleichnamig sind, während die zweite entgegengesetzt und bedeutend größer als die beiden anderen ist. Wird jetzt der Muskel gleichzeitig von beiden Seiten, d. h. an den beiden Enden gereizt, dann erhalten wir nicht nur dreiphasische, sondern mitunter zweiphasische Kurven. Nach Hoffmann soll gerade dieser Charakter der Kurven für die Richtigkeit der Theorie von Hermann sprechen. Wenn im ersten Fall die Hermann'sche Negativitätswelle unter der ersten, der Reizungsstelle nächsten Elektrode liegt, dann kommt die erste Phase zustande; wenn die Negativitätswelle unter die zweite, mittlere Elektrode gelangt ist, entsteht die zweite Phase, welche der ersten entgegengesetzt ist; wenn sich endlich die Negativitätswelle unter der dritten Elektrode befindet, dann kommt die dritte Phase zustande, welche denselben Charakter wie die erste hat, aber aus Gründen, auf welche P. Hoffmann näher nicht eingeht, etwas kleiner ist. In dem zweiten Fall, wo wir zwei Negativitätswellen haben, erhält man eine zweiphasische Kurve, weil die Negativitätswelle anfänglich nach der Muskelreizung unter den beiden Randelektroden liegt, dann aber befinden sich beide Wellen unter der mittleren Elektrode und heben sich angeblich gegenseitig auf, wodurch nur zwei Phasen zustande kommen, welche aber jede für sich größer sind als im ersten Fall.

Um die Richtigkeit seiner Annahme zu begründen, berechnet der Autor nach dem Kirchhoff'schen Gesetz die Stromintensität und schließt daraus, daß, wenn die Negativitätswelle unter der mittleren Elektrode liegt, der Strom doppelt so stark sein muß.

Abgesehen davon, daß bei der Anwendung des Kirchhoff-schen Gesetzes der Autor einfach die negative Welle mit der Potentialdifferenz identifiziert, vergißt er, daß ganz gleich, um welche Differenz es sich handelt, stets mindestens zwei Punkte untereinander verglichen werden müssen. P. Hoffmann gibt gar nicht an, zwischen welchen Punkten es sich für ihn um eine Potentialdifferenz handelt, wenn die negative Welle unter der mittleren Elektrode liegt: soll es die Differenz zwischen Elektrode und Muskel sein oder aber zwischen der Oberfläche und der Substanz des Muskels. Jedenfalls, soweit man aus den von ihm erhaltenen Gleichungen schließen darf, können wir sagen, daß die erstere nur dann ihre Geltung haben kann, wenn sich eine solche Potentialdifferenz

entweder zwischen Elektrode und Muskel oder aber zwischen der Oberfläche des Muskels und seiner inneren Substanz bildet und wenn selbstverständlich sich diese Gleichung nur auf einen einzigen Zeitmoment bezieht. Sobald die Potentialdifferenz irgendwo außerhalb dieses mittleren Punktes liegt, erhalten wir stets einen der zweiten Gleichung entsprechenden Strom, welcher im Fall des Autors zweimal schwächer ist.

Diese Deutung des Autors erregte offenbar schon *a priori* bei mir manche Bedenken, zunächst deshalb, weil der Begriff selbst der Negativitätswelle noch von niemand genau definiert worden ist; weder Hermann noch seine Anhänger haben bis jetzt auch nur die leiseste wissenschaftliche Begründung dieses Begriffes versucht. Zweitens erschien mir die vom Autor gegebene Deutung aus dem Grunde bedenklich, weil, wenn in einem Elektrolyt, wie der Muskel ein solcher ist, Bedingungen zur Entstehung der Elektronegativität an irgendwelcher Stelle plötzlich auftauchen, in demselben Moment in demselben Muskel auch die entsprechende Elektropositivität entstehen muß. Es ist nämlich bis jetzt niemand gelungen, selbständige negative Ionen, welche ganz unabhängig von den positiven wandern würden, nachzuweisen.

Wir haben bis jetzt keinen Grund, irgendwelche ganz neue Eigenschaften der positiven oder der negativen Ionen im Muskelgewebe anzunehmen. Übrigens, wie ich bereits erwähnt habe, betrachtet der Autor kurzweg seine elektronegative Welle als eine Potentialdifferenz und führt sie als solche in die auf dem Kirchhoff'schen Gesetz begründete Gleichung ein, welche sich auf die Stromverzweigung bei bestimmten Verbindungen unter bestimmten Leitern bezieht. Ich will auch nicht näher auf die Frage eingehen, ob P. Hoffmann in diesem Fall vom Kirchhoff'schen Gesetz richtigen Gebrauch gemacht hat oder nicht; ich muß nur bemerken, daß die vom Muskel erhaltenen Kurven vollkommen richtig sind; wir erhalten tatsächlich vom Muskel derartige Elektromyogramme unter den gegebenen Versuchsbedingungen. Der Schluß aber, daß derartige Kurven für ein Bestehen der Negativitätswellen sprechen sollten, ist weit davon entfernt, als sicher zu gelten, sondern ist vielmehr willkürlich. Die Formeln nämlich, welche P. Hoffmann auf Seite 26 und 27 (a. a. O.) anführt, stehen in keiner Beziehung zu irgendwelcher Negativitätswelle, sondern zu einer ganz bestimmten Potentialdifferenz.

Das oben von mir beschriebene Verlaufsschema des Erregungszustandes im Muskel überzeugt uns vollkommen davon.

Wenn wir in unserer Wanne nicht zwei, sondern drei Elektroden *ABC* aufstellen und sie mit dem Galvanometer so verbinden, daß die beiden lateralen zu einem Galvanometerkontakt, die mittlere aber zu dem anderen führt, und wenn bei solcher Anordnung über diesen drei Elektroden unser Wagen mit einer gewissen Geschwindigkeit vorbeifährt, die beiden Potentialdifferenzen *ab*, *cd*

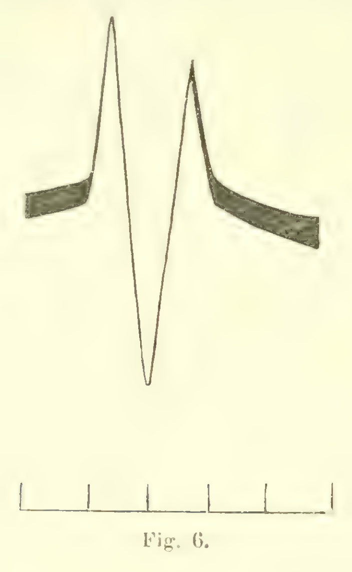


Fig. 6.

genau so wie im früheren Experiment mitführend, dann gibt die Schwankung des Galvanometerfadens nicht nur eine dreiphasische Kurve, sondern ist dieselbe vollkommen identisch mit der von P. Hoffmann vom Muskel erhaltenen und in seiner Abhandlung angegebenen. Vgl. Fig. 6 aus der Abhandlung von Hoffmann, S. 26 und die von uns erhaltene Fig. 5, Taf. LXII. Die einfachste Betrachtung der Disposition der Kraftlinien in dem Moment, wo der Wagen an den Elektroden vorbeifährt, beweist uns, daß die Kurve sich unter diesen Bedingungen so und nicht anders gestalten muß. Wir haben bereits gesehen, daß, wenn zwei Potentialdifferenzen neben zwei Elektroden, welche mit dem Galvanometer verbunden sind, vorbeifahren, wir eine zweiphasische Kurve erhalten, welche mit den am Muskel erhältlichen vollkommen analog ist. Wir haben also bei zwei Elektroden und zwei Potentialdifferenzen eine

zweiphasische Kurve, bei drei Elektroden eine dreiphasische, kurz, die Analogie ist vollkommen. Außerdem zeigt uns unser Modell, daß wir bei zwei ableitenden Elektroden in keinem anderen Fall solche Kurven bekommen können.

Ich habe bereits bemerkt, daß P. Hoffmann noch andere Kurven gibt, welche er vom Muskel bei einer Ableitung mit drei Elektroden und bei einer gleichzeitigen Reizung an beiden Muskelenden erhalten hat. Nach seiner Ansicht soll dieser Fall dann eintreten; wenn sich zwei Negativitätswellen vor der mittleren Elektrode treffen, der theoretischen Begründung des Autors gemäß muß dann die Kurve doppelt so hoch sein Der Umstand, daß sie zweiphasisch bleibt, soll dafür sprechen, daß, wenn zwei Negativitätswellen zusammentreffen, sie sich gegenseitig aufheben und die weitere Fortpflanzung des Erregungszustandes unterbrechen; diese Wirkung ist um so größer, je stärker der Reiz war. Bei sehr starken Reizen verschwindet die dritte Phase gänzlich. Hoffmann leitet davon sogar ein Gesetz ab: „Erregungen, die sich in den Muskelfasern begegnen, erlöschen, nachdem sie ineinandergeflossen sind“ (S. 35 l. c.). Diesen Satz des Autors möchte ich auf Grund der bis jetzt bekannten Tatsachen mit einem großen Fragezeichen versehen. Alles nämlich, was wir bis jetzt über die Fortpflanzung einer einfachen Erregung im Muskel wissen, spricht dafür, daß ganz im Gegenteil die Reize sich summieren können und somit kein Grund vorhanden ist, daß der Ausdruck dieser Erregung — die elektrische Veränderung — nicht zum Vorschein kommen sollte, wenn zwei Erregungen zusammentreffen. Wenn in dem besprochenen Fall die dritte Phase fehlt oder aber nur sehr schwach auftritt, so kann das entweder dadurch bedingt sein, daß sie überhaupt nicht besteht und daß eine Theorie, die sie postuliert, unrichtig ist, oder aber dadurch, daß die Beziehungen zwischen den Strömen derartig sind, daß sie sich gegenseitig kompensieren.

Um diesen Fall an der Hand unseres Schemas gleichfalls zu prüfen und die Ursache des zweiphasischen Charakters des Stromes zu erklären, habe ich einen zweiten, dem ersten vollkommen analogen Wagen eingerichtet und ihn von der anderen Seite der Elektroden in derselben Entfernung wie den ersten aufgestellt, so daß, wenn der erste Wagen nach der Hebung des ihn festhaltenden Häkchens in der Richtung von rechts nach links lief, der andere denselben Weg in derselben Entfernung von den Elektro-

den und mit derselben Geschwindigkeit von links nach rechts zurücklegte. Die Spannung der Feder wurde so reguliert, daß während der Bewegung, welche in demselben Moment für die beiden Wagen einsetzte, diese zur selben Zeit sich den Elektroden gegenüber befanden; alle vier Potentialdifferenzen waren symmetrisch in bezug auf die Elektroden gelagert. Die auf diese Weise erhaltenen Kurven sind, wie das aus Fig. 6, Taf. LXII ersichtlich ist, dreiphasich und fast genau identisch mit der Mehrzahl der Kurven von Hoffmann, trotzdem wir in unserem Modell sicher mit keiner Negativitätswelle, sondern mit Strömen, welche durch Anwendung von elektrischen Potentialdifferenzen entstanden sind, zu tun haben.

Eine zweiphasische, den Hoffmann'schen entsprechende Kurve Fig. 7, Taf. LXII, erhielten wir nur dann, wenn jeder Wagen nur eine Potentialdifferenz mit sich führte, d. h., wenn nur die erste Phase deutlich zum Ausdruck kam, was wahrscheinlich auch in den Experimenten von Hoffmann stattfinden mußte.

Ich glaube, daß die außerordentliche Übereinstimmung der an lebendem, erregtem Muskel einerseits und an unserem Modell anderseits beobachteten Phänomene eine weitere Begründung der elektrischen Negativitätswelle im tätigen Muskel nicht nur überflüssig macht, sondern sie mit der einfachen Logik in Widerspruch bringen würde.

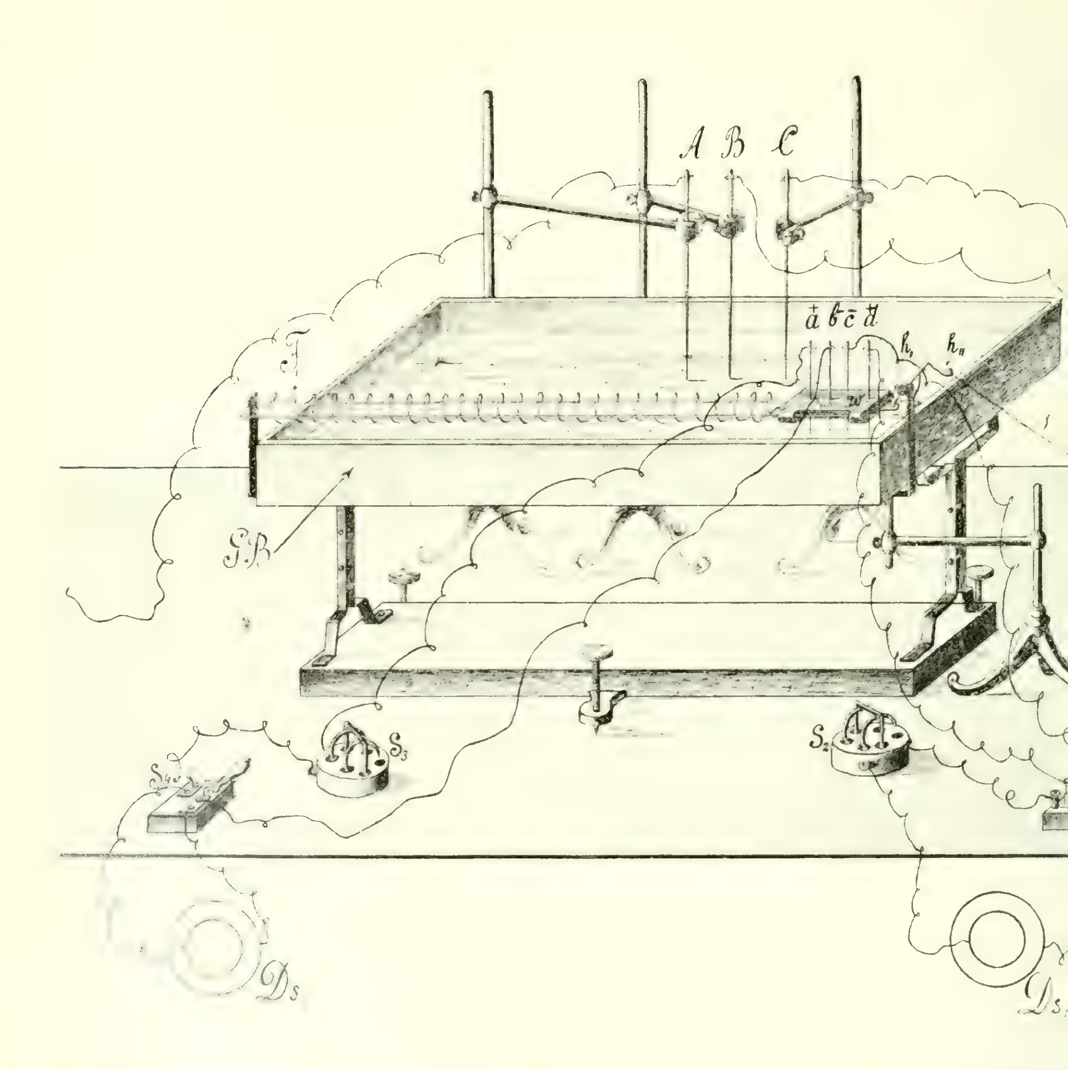
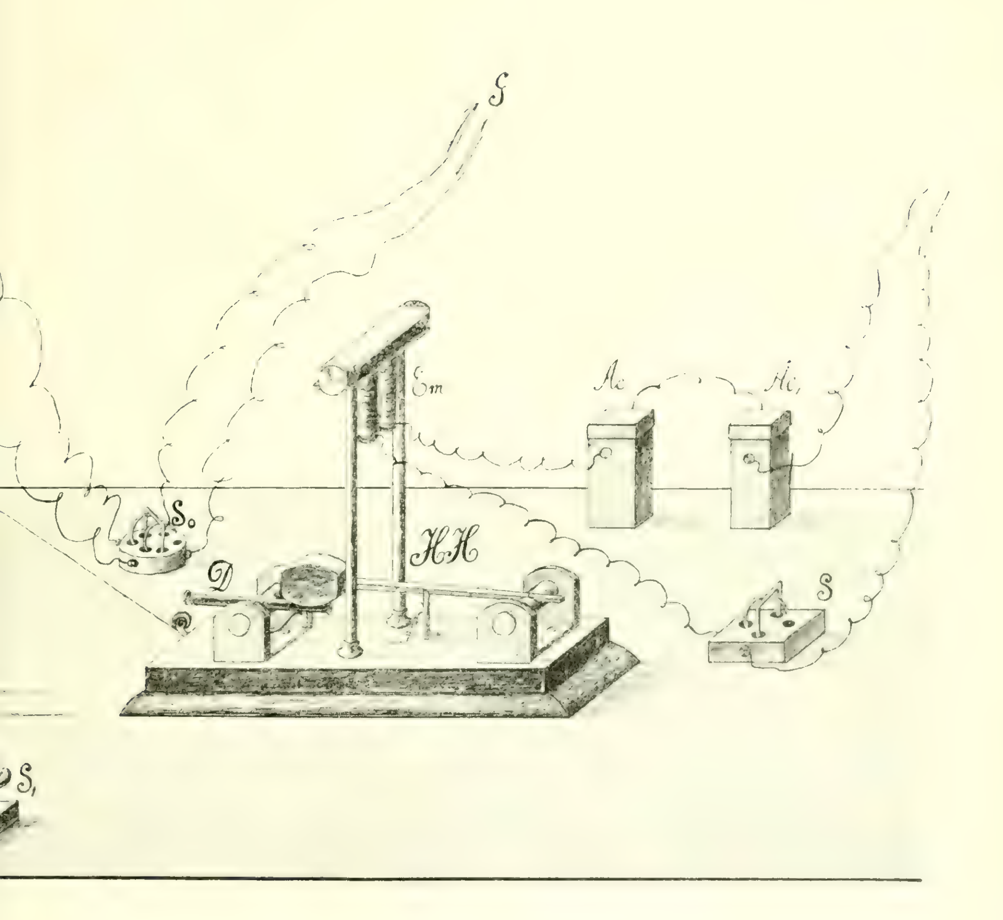
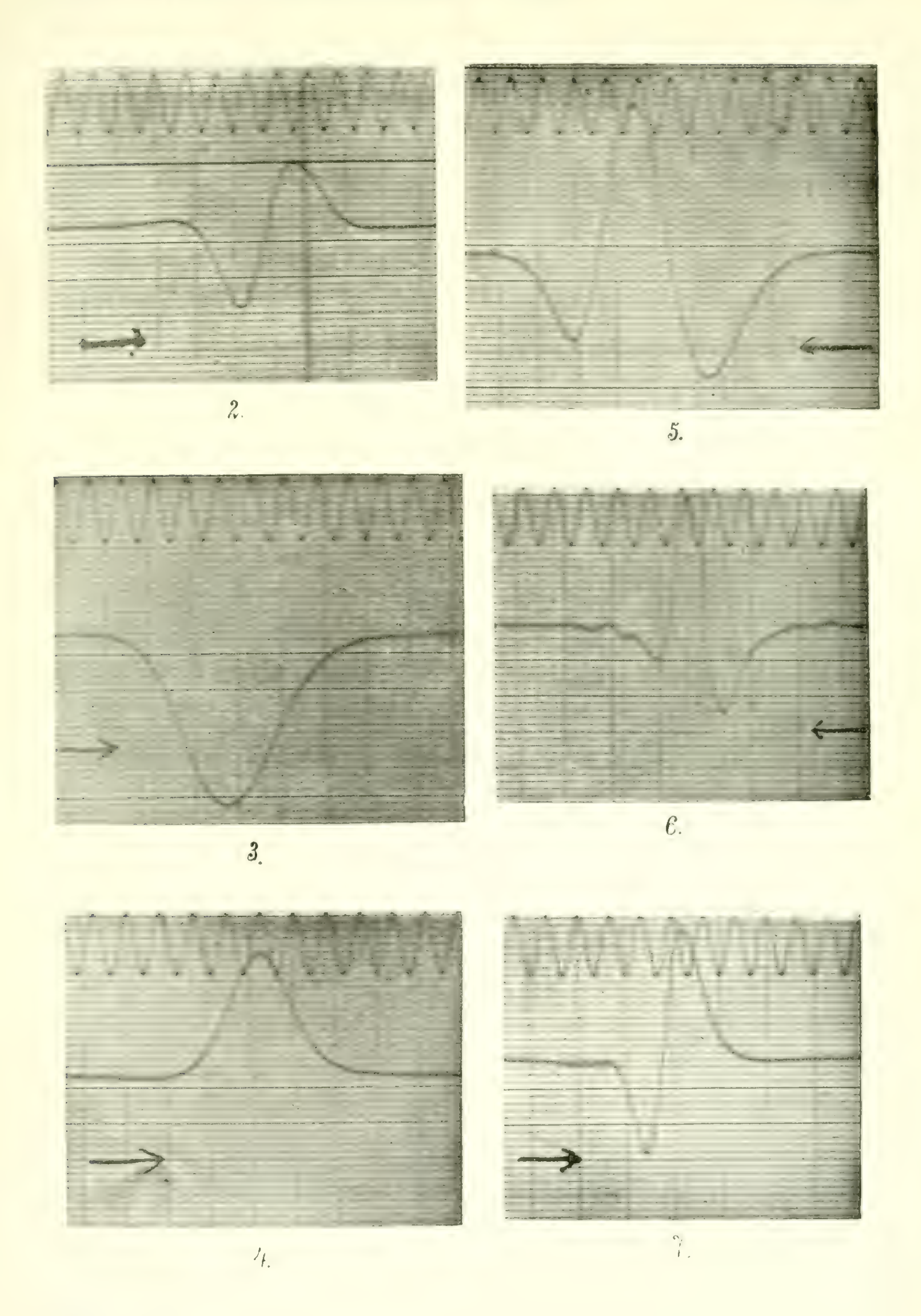


Fig.



G
Em
Ac
Ac,
S₀
HH
D
S
S,



N. Cybulski.

O nowym gatunku Titanotherium. — Ein neuer Titanotheriumfund in Europa.

Mémoire

de M. *E. KIERNIK*,

présenté par M. H. Hoyer m. c. dans la séance de 2 Décembre 1912.

(Planche LXIII).

Vor einiger Zeit erhielt das hiesige Institut für vergleichende Anatomie vom H. J. Jira in Prag zur Bestimmung und Bearbeitung ein sehr schönes und reiches Material von diluvialen Säugetieren, welches aus der Umgebung von Prag stammte. Unter diesem an *Rhinoceros-*, Mammut- und anderen Knochen sehr reichen Material fand ich ein Unterkieferfragment, welches schon wegen seiner totalen Versteinerung der Diluvialfauna nicht angehören konnte. Im diesem Fragmente steckt noch ein fast vollkommen erhaltener letzter Molar, dessen Bau auf ein tertiäres, dem *Titanotherium* ähnliches Tier hinweist. Dieser Befund war ziemlich überraschend, besonders da wir auf europäischem Boden die Repräsentanten dieses par excellence amerikanischen Säugetierstammes bis jetzt nur in zwei Fällen kennen. Eben dieser Umstand ließ mich sehr vorsichtig vorgehen, ehe ich mich entschlossen habe, etwas darüber zu publizieren. Zunächst war es also notwendig, etwas Näheres über die Provenienz dieses Fragmentes zu erfahren, um einem ganz berechtigten Einwand der möglichen Verschleppung aus Amerika zu begegnen. Diese Ermittlungen führten zu dem Ergebnis, daß dieses Fragment wirklich aus Böhmen stammt. Damit will ich mich aber am Schluß der Arbeit befassen und gehe hier sogleich zur Beschreibung des Fragmentes über.

Wie oben bereits bemerkt, handelt es sich um ein Unterkieferfragment, und zwar von der rechten Seite, welches in dem angularen Teil, also dort abgebrochen ist, wo der aufsteigende Ast der Mandibula beginnt, und welches vorne so weit erhalten ist, daß

die hinteren Wurzeln des vorletzten Molaren noch sichtbar sind. Der einzige in dem Fragment steckende, letzte Backenzahn ist prächtig erhalten, der Schmelz gar nicht beschädigt und der Basalwulst fast intakt. Der Zahn besteht aus drei Abschnitten, d. h. drei Jochen, von denen das letzte, das Hypoconulid beinahe zur Hälfte abgebrochen ist. Die äußeren V-förmigen Joche, wie die Innenhöcker sind nur wenig abgerieben, so daß wir annehmen müssen, daß der Zahn nicht lange tätig gewesen ist, somit das Tier bei seinem Tode noch ziemlich jung gewesen sein muß. Dieser Erhaltungszustand des Zahnes wie auch die Beurteilung des Alters des Tieres werden für unsere Darstellung weiter unten wichtig sein.

Was die Dimensionen des Zahnes betrifft, so habe ich folgende Maße aufnehmen können: Die ganze Länge der Kronenfläche beträgt 108 mm, die Breite des ersten Zahnabschnittes 48 mm, die des zweiten 46 mm, die des dritten 27 mm. Die Länge des ersten Zahnabschnittes beträgt 36 mm, die des zweiten, somit auch die Entfernung der beiden Innenhöcker voneinander 39·5 mm. Die Länge des dritten Abschnittes läßt sich nicht unmittelbar messen, da wir aber die ganze Länge des Zahnes kennen, so sind wir imstande, auch diese Länge annähernd zu bestimmen. Sie wird zirka 30 mm betragen. Die Höhe der Krone an der Außenseite des ersten Joches, oberhalb des Cingulums gemessen, beträgt 23·5 mm, die des zweiten 26 mm, die des dritten ist nicht meßbar. Der Basalwulst, der wie gesagt, ganz gut erhalten ist, befindet sich an der Vorder-, Außen-, und wahrscheinlich auch an der Hinterseite, die Innenseite des Zahnes entbehrt vollständig desselben. Das Cingulum verläuft an der Außenseite horizontal fast ohne Unterbrechung, verliert sich nur in der Mitte des zweiten Joches, ist aber sonst ganz stark entwickelt. An der Vorderseite dagegen verläuft es schräg aufwärts nach der Innenseite; es ist hier viel schwächer entwickelt und schlägt sich um die Vorderinnenecke des Zahnes auf die Innenseite um, wo es auch bald verschwindet.

Die halbmondförmigen Kunden, von ausgeprägter V-Form sind noch sehr schmal; die Beschaffenheit ihrer Kaufläche sowie die Innenpfeiler, deren Spitzen fast gar nicht abgenutzt sind, sprechen besonders deutlich dafür, daß der Zahn erst seit nicht langer Zeit in Tätigkeit getreten war. Der vordere Innenpfeiler ist an seiner vorderen und äußeren Seite, der hintere an seiner Hinterseite nur ein wenig abgerieben. Übrigens veranschaulicht uns Figur 3, Taf.

LXIII die Beschaffenheit der Kaufläche und den Erhaltungszustand des ganzen Zahnes in genügender Weise.

Der Schmelz zeigt auf der Außenseite der Kunden eine deutliche Streifung, ist aber sonst ganz glatt. Betrachtet man jedoch die Außenseite des Zahnes genau, so bemerkt man an der Basis der Krone oberhalb des Cingulums eine sehr feine und dichte Querstreifung, welche sich in dem oberen Teile der Krone ganz verwischt und nicht mehr sichtbar ist. Außerdem verlaufen an der Krone von oben nach unten gröbere, unregelmäßige Furchen, welche auch auf der Innenseite, wenn auch weniger deutlich zu sehen sind. Die Spitzen der Innenhöcker sind ganz glatt. Im übrigen ist der Zahn außer der Beschädigung des dritten hinteren Abschnittes ausgezeichnet gut und schön erhalten. Die akzessorischen Pfeilerchen fehlen; nur in der Vertiefung zwischen dem I. und II. Joche sind sie in Form von größeren Granulationen, fünf an der Zahl, angedeutet.

Die Höhe der Mandibula, in senkrechter Richtung hinter dem letzten Backzahne gemessen, beträgt 146 mm, was mitsamt der Länge des Zahnes auf ein starkes, robustes Tier schließen läßt. Die beigefügten vier Photographien, von denen die erste das Fragment von der Außenseite, die zweite von der Innenseite, die dritte von der Kaufläche des Zahnes und die vierte die hintere Wurzel des zweiten Backzahnes darstellt, veranschaulichen das bisher Gesagte noch deutlicher und lassen auf den ersten Blick auf die Zugehörigkeit des Tieres zu der Familie der *Titanotheriidae* schließen. Die ganze Gestalt des dritten Backzahnes, die V-förmigen Kunden, welche zusammen, abgesehen vom dritten Abschnitt, ein deutliches **w** bilden, die Anwesenheit des dritten Joches, welches, wie bekannt, im Gegensatze zu den Chalicotheriiden für Titanotherien charakteristisch ist, begründen die Diagnose. Demnach würde es also feststehen, daß dieses Fragment des Unterkiefers einem Tier angehört, welches der Familie *Titanotheriidae* (Zittel-Schlosser), oder dem Stamme *Titanotherioidea* (Weber) angereiht werden muß.

Die Familie *Titanotheriidae* zerfällt in zwei Unterfamilien, in die eozänen tapirähnlichen *Palaeosyopinae*, und in die oligo-miozänen *Titanotheriinae*. Beide Gruppen sind fast ausschließlich auf den neuen Kontinent beschränkt, aus Europa sind sie bis jetzt nur in zwei Formen bekannt. Eine von diesen, das *Brachydiastematherium transsilvanicum* Boeck u. Maty, wurde zu den Palaeosyopinen, die

andere *Menodus? rumelicus* Toula zu den Titanotheriinen gestellt. In Zittel's Handbuch der Paläontologie finden wir noch eine dritte Form desselben Stammes erwähnt, nämlich den *Leptodon graecus* Gaudry aus Pikermi, doch wurde derselbe jetzt auf Grund der Arbeiten von Forsyth Major, Osborn und Schlosser ganz aus der Titanotherienreihe ausgeschieden und zu den Hyracoideen, u. zw. zu der Familie der *Saghatheriidae* unter dem Namen *Pliohyrax graecus* zusammen mit den von Forsyth Major auf Samos ausgegrabenen Resten gestellt. Mit letzterem wollen wir uns daher nicht weiter beschäftigen und uns nur auf die zwei oben erwähnten Gattungen beschränken, und zwar untersuchen, ob sich nicht irgend welche Anknüpfungspunkte zwischen ihnen und dem böhmischen Funde auffinden lassen. Wir beginnen mit dem *Menodus rumelicus* Toula.

Im Jahre 1892 beschrieb Toula die zwei letzten Backzähne eines Unterkiefers, welche bei Kajali, nordwestlich von Burgas in Rumelien aus obermiozänen Schottermassen ausgegraben wurden. Der letzte rechte Molar steckte noch in dem entsprechenden Unterkieferfragment, so daß die Wurzeln vollkommen erhalten waren. Die Wurzeln des vorletzten Molars waren abgebrochen und die Krone gesondert gefunden. Die weitgehende Abtragung des letzten Backzahnes, durch welche alle „drei halbmondförmigen Kunden in ein zusammenhängendes Tal vereinigt“ wurden, beweist das hohe Alter des Tieres. Im übrigen beschreibt Toula diesen Zahn folgendermaßen:

„Die Oberflächenbeschaffenheit des Schmelzes ist recht ähnlich (der des Zahnes von *Menodus Proutii*); sie läßt außer den von oben nach unten ziehenden Furchen noch eine zarte, horizontal verlaufende, etwas wellige Streifung erkennen. Während aber die Zähne des *Menodus Proutii* an der Basis einen deutlichen, die ganze Außenseite umfassenden, oben etwas gezähnelten Schmelzwulst tragen, ist derselbe bei unserem Stücke nur schwach angedeutet und nur am Ausgange der gegen außen gerichteten Täler des Zahnes ragen ziemlich kräftige Schmelzzäpfchen auf“. Auf Grund dieser Beschreibung und der Vergleichung mit dem im kaiserlichen Hofmuseum in Wien aufbewahrten Zahne von *Titanotherium Proutii* Leidy, indem auch die Übereinstimmung in den Dimensionen der beiden Zähnen in Betracht gezogen wurde, schließt Toula, daß „das Gesagte hinreichen wird, um die interessanten Fundstücke zu

charakterisieren; es wird die vorläufige Zurechnung zu *Menodus,* aber auch das kleine „?" rechtfertigen".

Ich wiederhole hier die Charakteristik des von Toula beschriebenen Zahnes mit seinen eigenen Worten, um die Unterschiede zwischen dem Zahne von Kajali und dem aus Böhmen schärfer hervortreten zu lassen. Was die Beschreibung des vorletzten Molars, welcher mit dem vorher beschriebenen zusammen gefunden wurde, anbelangt, so unterlasse ich hier dieselbe ganz, da sie in bezug auf den Fund, welchen ich beschreibe, „überflüssig ist" [1]). Ich will nur noch bemerken, daß dieser Zahn nicht von demselben Individuum, wie der M_3, sondern von einem anderen Individuum derselben Art stammte, so daß wir es in Toula's Befunde mit zwei Individuen derselben Art der Gattung *Menodus,* oder besser *Titanotherium,* zu tun haben. Die Tatsache ist nicht ohne Belang, denn sie beweist die Möglichkeit weiterer zahlreicherer Funde dieser auf dem alten Kontinente noch immer fraglichen Formen.

Der zweite Repräsentant der Familie der Titanotheriiden aus Europa ist das zu der Unterfamilie der *Palaeosyopinae* gehörende *Brachydiastematherium transsilvanicum* Boeck u. Maty, aus dem Untereozän von Andrásháza in Siebenbürgen. Ein direkter Vergleich zwischen diesem Tiere und dem Funde aus Böhmen läßt sich aber nicht gut durchführen, da der letzte Molar von *Brachydiastematherium* fehlt, während in dem böhmischen Funde dieser Zahn allein vorhanden ist. Die eigentlichen Unterschiede zwischen den Unterfamilien der *Palaeosyopinae* und der *Titanotheriinae* kommen in den Prämolaren, Caninen und Schneidezähnen zum Ausdruck und gerade diese Zähne fehlen wiederum in dem von mir beschriebenen Unterkieferfragmente.

Die systematische Stellung von *Brachydiastematherium* war von Anfang an auch nicht sicher. Böckh, der die Reste genau beschrieben hat, kam zu folgendem Schluß: „Da die sich zeigenden Abweichungen mehr denn spezifische Bedeutung besitzen, so bleibt nichts Anderes übrig, als diesen, vermöge der Beschaffenheit seiner Bezahnung am meisten auf die Gruppe der Paläotherioiden hinweisenden Kiefer als den Repräsentanten eines besonderen „Genuses"

[1]) Die Maße Toula's habe ich am Schluß der Arbeit mit denen des von mir beschriebenen Stückes zusammengestellt.

zu betrachten". Somit hat Böckh das *Brachydiastematherium* als eine besondere Gattung den Paläotherien zugewiesen. Ein Jahr später nach dem Erscheinen der Arbeit von Böckh referierte darüber Vacek in den Verhandlungen der Geologischen Reichsanstalt in Wien und knüpfte daran zugleich seine eigenen Anschauungen über die systematische Zugehörigkeit des *Brachydiastematherium.* Vacek war nämlich der erste, welcher auf die morphologische Verwandtschaft der Reste von Andrásbáza mit den Titanotherien aufmerksam machte. Er will bewiesen haben, daß „die sämtlichen Merkmale, welche Hr. Böckh einerseits als für *Brachydiastematherium* charakteristisch, anderseits als von *Palaeotherium* unterscheidend anführt, sich in auffallend übereinstimmender Weise auch beim *Titanotherium* wiederfinden". Es sind nämlich folgende: Die Größe der gefundenen Überreste, die Länge der ersten fünf Backzähne, das auffallend kurze Diastema, der Bau der unteren Backzähne, die Anwesenheit des Basalwulstes nur an der äußeren Seite der Zähne und ihre außen chagrinartig rauhe Oberfläche, die Abwesenheit des Cingulums und die glatte Beschaffenheit der inneren Seite. Auch die Zahnformel der Unterkiefer des *Brachydiastematherium* stimmt mit der der *Titanotheriidae* überein. Sie beträgt nach Zittel (S. 298) I_{3-0}, C_1, P_{4-3}, M_3, was vollkommen der Zahnformel des *Brachydiastematherium*, welche folgendermaßen lautet: I_3, C_1, P_4, M_3, entspricht.

Wie gesagt, ist ein direkter Vergleich zwischen *Brachydiastematherium* mit dem böhmischen Funde aus dem oben angegebenen Grunde nicht möglich; die allgemeinen Bauverhältnisse des dritten Molaren vom beschriebenen Zahne entsprechen aber denen der übrigen Zähne des siebenbürgischen Ungetüms; somit wäre es also möglich, daß dieser Fund den mangelnden dritten Molaren des letzteren Tieres darstellt. Die Vermutung muß man aber sogleich fallen lassen, wenn man die Größenverhältnisse der Zähne in Betracht zieht. Der zweite Molar von *Brachydiastematherium,* an der Zeichnung von Böckh gemessen, beträgt 52 mm, während die Krone desselben Zahnes von *Menodus rumelicus* mehr als 80 mm mißt. Somit war das *Brachydiastematherium* viel kleiner als *Menodus rumelicus,* während das *Titanotherium* aus Böhmen wiederum ein viel größeres Tier als der *Menodus* sein mußte, wie der Vergleich der Länge des dritten Molaren beider Tiere beweist. Nach Toula ist der M_3 von *Menodus rumelicus* 93 mm, der von mir beschriebene

Zahn zirka 108 mm lang, somit kann der böhmische Fund mit dem von Andrásháza nicht identisch sein.

Wenn wir jetzt das Gesagte zusammenfassen, müssen wir zugeben, daß der in Böhmen gefundene Zahn weder dem *Menodus rumelicus,* noch dem *Brachydiastematherium transsilvanicum* Böckh und Maty gleich ist, daß er hingegen dem dritten Backzahne des im Hofmuseum in Wien befindlichen Exemplars vom amerikanischen *Titanotherium Proutii* Leidy am ähnlichsten ist, ihn aber an Länge und Dimensionen der einzelnen Zahnabschnitte weit übertrifft.

Es wäre noch zu versuchen, einen entsprechenden Vergleich des Zahnes von Böhmen mit denen der bekannten amerikanischen Arten der Familie *Titanotheriidae* durchzuführen. Da mir aber die diesbezüglichen Arbeiten der amerikanischen Forscher nicht zugänglich sind, so muß ich hierauf verzichten. Der Versuch würde aber so wie so zu keinem endgültigen und entscheidenden Ergebnis führen, da das böhmische Fragment viel zu wenig ausreichend ist, um auf Grund desselben eine genaue Diagnose aufzustellen. Wie gesagt, erinnert dieser Zahn sehr an den entsprechenden Zahn von *Titanotherium Proutii* Leidy aus dem k. k. Hofmuseum in Wien und ebenso an das im Budapester Museum befindliche Exemplar. Auch die Zeichnung, welche Leidy in seiner Arbeit: The ancien Fauna of Nebrasca (1853) auf Taf. XVI Fig. 1—2 und besonders Taf. XVII Fig. 8—10 liefert, entspricht, was die allgemeinen Bauverhältnisse anbelangt, vollkommen dem M_3 des Fragmentes aus Böhmen. Die Beschaffenheit aller dieser genannten Zähne untereinander ist gleich und obwohl in der unten angegebenen Tabelle die vorwiegend von Toula zusammengestellten Maße eine größere Differenz untereinander aufweisen, so darf ihnen dennoch ein besonderer Wert nicht zugeschrieben werden, besonders wenn wir dabei noch die Maße, welche Leidy angibt, berücksichtigen. Die von Leidy beschriebenen drei Exemplare der letzten Unterkiefermolaren von *Titanotherium Proutii* zeigen folgende Längen und Breitenmaße in Millimetern:

	Länge	Breite
1) Taf. XVI, Fig. 1	121 mm	41 mm
2) Taf. XVI, Fig. 2	105 „	43 „
3) Taf. XVII, Fig. 3	106·5 „	36·5 „

Beim Vergleich der beiden Zusammenstellungen sehen wir, daß das

Längenmaß von 108 mm bei dem böhmischen *Titanotherium* sich ganz in die obige Reihe einfügen läßt und das Breitenmaß von 48 mm die anderen, sowohl die von Leidy beschriebenen, wie auch die von Toula in seiner Arbeit erwähnten ganz bedeutend übertrifft. Die von Leidy auf Taf. XVI, Fig. 1 dargestellte Mandibel differiert aber noch in einem anderen Punkte von der von Böhmen; die erstere ist nämlich, obwohl die Länge des M_3 nur um 3 mm größer ist als die vom M_3 aus Böhmen, viel stärker und robuster, denn nach Leidy „below the middle lobe of the last molar it is six inches in depth“, d. h. daß sie etwa 15·2 cm, die andere (Taf. XVI, Fig. 2) 13·35 cm beträgt, während die böhmische an derselben Stelle etwa 10·5 cm mißt.

Das sind aber alles Merkmale, denen ich keinen größeren Wert zuschreiben möchte und die viel wesentlicheren, wie das Verhältnis der Prämolaren zu den Molaren, die Beschaffenheit der Caninen und der Incisiven, die Größe des Diastemas, welche uns viel mehr sagen könnten, fallen in unserem Falle ganz fort. Jedenfalls aber sind dieselben doch in der einen Beziehung schwerwiegend, da sie beweisen, daß die betreffenden Fundstücke von Formen von ziemlich verschiedener Größe herstammen, so daß man sie nicht miteinander verwechseln kann. Ich beschränke mich also auf das Gesagte und stelle noch zum Schluß die Dimensionen des dritten Molaren vom böhmischen Funde mit denen des von Toula beschriebenen *Menodus rumelicus* und des *Titanotherium Proutii* Leidy aus dem Hofmuseum in Wien nach den Angaben Toula's in Millimetern zusammen.

	Titanoth. bohem.	*Men. rum.*	*Titan. Proutii*
Die Länge der ganzen Kaufläche	108 mm	93	93
„ Breite des I. Zahnabschnittes	48 „	43	40
„ „ „ II. „	46 „	39	38
„ „ „ III. „	27 „	27	28

Es kommt noch dazu die Höhe des Unterkiefers vom böhmischen *Titanotherium*, hinter dem letzten Backzahne gemessen, mit 148 mm d. h. nicht ganz 6 engl. Zoll.

[1]) Ich muß aber nochmals betonen, daß der M_3 von Böhmen nicht total erhalten ist, sondern daß das Hypoconulid fast bis zur Hälfte abgebrochen ist. Es ist daher möglich, daß die Länge des ganzen Zahnes doch um einige (2—3) mm größer sein könnte als die von mir angegebene.

Nachdem wir im Vorhergehenden nachgewiesen haben, daß der böhmische Fund mit keinem der aus Europa schon bekannten Funde identisch ist, so müssen wir annehmen, daß es sich in diesem Falle um einen ganz neuen Repräsentanten des *Titanotherium*-Stammes auf dem europäischen Kontinente handelt, für welchen ich den Namen *Titanotherium bohemicum* vorschlage. Die Begründung der neuen Spezies beruht also nicht auf der Verschiedenheit in der Provenienz der europäischen Funde, sondern auf den tatsächlichen Unterschieden in den Dimensionen und der ganzen Beschaffenheit des Zahnes. Diese Unterschiede dürfen auch nicht als Geschlechts- oder Altersdifferenzen betrachtet werden, da der Zahn von *Menodus rumelicus,* der dem von uns beschriebenen Zahne am ähnlichsten ist, nicht von einem jüngeren, sondern im Gegenteil von einem viel älteren Individuum als das letztere stammt. Es beweisen dies die Zähne von *Menodus rumelicus,* bei welchen die Kauflächen schon so stark abgerieben sind, daß die Joche eine zusammenhängende Fläche bilden, während bei dem beschriebenen Exemplar von *Titanotherium bohemicum* der Zahn, der viel größer ist, erst in Gebrauch getreten war. Um Geschlechtsunterschiede kann es sich in diesen Fällen auch nicht handeln, da die Beschaffenheit der Zähne so verschieden ist, daß diese Möglichkeit ganz ausgeschlossen erscheint.

Es würde also nur noch die Möglichkeit bestehen, daß sich der böhmische Fund mit dem *Titanotherium Proutii* Leidy oder einer anderen Art derselben Gattung identifizieren ließe, was aber aus den oben angegebenen Gründen für mich wenigstens schwer durchführbar wäre. Wenn es sich aber nachweisen ließe, daß die beschriebene Form noch andere gemeinsame Merkmale mit irgend einer amerikanischen Art besitzt, so müßten wir sie wenigstens als geographische Varietät oder als vikariierende Art betrachten und in ersterem Falle eventuell als *„var. bohemica“* bezeichnen. Es ist mir aber unmöglich, diese Eventualität zu entscheiden und da die verwandten europäischen Formen absolut verschieden sind, so glaube ich ganz berechtigt zu sein, für diesen aus tertiären Ablagerungen des europäischen Kontinentes bekannt gewordenen Fund den Namen *Titanotherium bohemicum* beibehalten zu können.

Nach der Beschreibung des Fragmentes will ich zum Schluß noch die Provenienz desselben besprechen.

Ich erhielt dieses Fragment zugleich mit diluvialen Säugetier-

resten, welche in Nordwest-Böhmen in der Umgebung von Prag ausgegraben wurden, mit der allgemeinen Bemerkung, daß auch dieses Fundstück, über dessen tertiäres Alter man jedoch schon auf den ersten Blick nicht in Zweifel sein kann, aus Böhmen herstammen sollte. Der jetzige Besitzer wußte aber den Fundort nicht anzugeben, da er es schon aus zweiter Hand erhalten hatte. Diese Tatsache erregte einen ganz berechtigten Zweifel an seiner böhmischen Provenienz, und ich war wirklich geneigt zu glauben, daß dieses Stück aus Amerika auf irgend eine Weise nach Europa verschleppt wurde und so von Hand zur Hand wandernd, endlich in die Sammlungen des H. Jira gelangte. Ich habe dieses Fragment seiner Zeit auch Prof. H. Kittl, dem Kustos für Paläontologie in dem k. k. Hofmuseum in Wien gezeigt und da ich ihm damals die Herkunft desselben nicht genau angeben konnte, so erschien auch ihm bei dieser Unsicherheit der Herkunft die Möglichkeit des amerikanischen Ursprunges gar nicht ausgeschlossen.

Die Sache war aber zu wichtig, um darüber einfach hinwegzugehen, und ich versuchte es doch, der Wahrheit näher zu kommen. Vor allem glaubte ich durch petrographische Untersuchung zu irgend welchem Resultate zu gelangen. Die im hiesigen mineralogisch-petrographischen Institute angefertigten Schliffe führten aber für unseren Zweck zu keinem endgültigen Ergebnis. Dem Rate des Herrn Prof. Szajnocha folgend, habe ich mich dann an H. Bergrat Katzer in Sarajevo, der früher längere Zeit in Böhmen zugebracht hat und ein ausgezeichneter Kenner der geologischen Verhältnisse Böhmens ist, mit der Bitte gewendet, seine Meinung auf Grund der ihm gesandten Photographien und einer kurzen Beschreibung des Fragmentes darüber zu äußern. Darauf erhielt ich vom H. Bergrat Katzer folgende Antwort, die ich mit seiner Bewilligung hier abdrucken lasse: „Der Fund eines *Titanotherium*-Restes in Böhmen ist tatsächlich so überraschend, daß Prof. Kittl's Ansicht, er dürfte aus Amerika eingeschleppt sein, durchaus begreiflich ist. Solange ich in Böhmen tätig war, habe ich mich zwar nie intensiver mit tertiären Säugetierresten befaßt, so daß ich mich über die eventuelle Herkunft des Ihnen vorliegenden interessanten Restes nur mit aller Reserve äußern kann. Der von Ihnen erwähnte Erhaltungszustand erinnert mich aber an die im Süßwasserkalk von Tuchořitz gelegentlich vorkommenden Knochen. Es würde sich da um Untermiozän handeln, also ziemlich das gleiche Alter,

welchem die Titanotherien Colorados etc. angehören. Der in Ihren Händen befindliche seltene Rest könnte somit nach meinem Dafürhalten aus den Süßwasserkalken von Tuchořitz oder aus diesen entsprechenden Bildungen stammen, worüber Sie, bitte, meine Geologie von Böhmen S. 1368, 1381 vergleichen wollen...“

Weitere Ermittlungen über die Herkunft dieses Fragmentes führten zu dem Ergebnis, daß H. Jira dasselbe nebst anderen fossilen Knochen und prähistorischen Gegenständen vom kais. Rat Dr. Rožanek aus Prag erhalten hatte. Ich wandte mich daher an den mir genannten Herrn mit diesbezüglicher Anfrage und Bitte und erhielt nähere Auskunft über der Fund. Nach diesen Angaben stammt der Bruchteil der Mandibula von Podbaba bei Prag, wo sich eine kleinere Ziegelei „Kotlarka“, anschließend an die großen Lehmgruben Podbabas (Reisers Ziegeleien) befindet, und wo es Taglöhner gefunden haben sollen. Von diesen erhielt das Stück Herr Baumeister Kuchta (er starb 1910) und gab es samt anderen prähistorischen Funden Herrn Rožanek, der wieder alles Herrn Jira schenkte. Aus dieser Mitteilung geht also hervor, daß der erste Besitzer H. Dr. Rožanek von der böhmischen Herkunft dieses Unterkieferfragments fest überzeugt war. Wenn aber immer auch noch die Möglichkeit einer absichtlichen Täuschung nicht ausgeschlossen erscheint, daß nämlich die Arbeiter dem H. Rožanek einen amerikanischen Fund mit den diluvialen Knochen, die in der Umgebung von Podbaba sehr zahlreich sind, geliefert und verkauft hatten, so ist sie doch nicht recht wahrscheinlich, denn, hätte einer von den Arbeitern das Stück aus Amerika wirklich mitgebracht oder hätte er gewußt, daß es aus Amerika stammt, so hätte er gewiß die Gelegenheit ausgenützt, um es sicherlich teuerer als die böhmischen Funde zu verkaufen. Gewiß war er in der Paläozoologie nicht so gut bewandert, um zu wissen, daß ein europäischer Titanotheriumrest viel kostbarer als ein amerikanischer sei.

Demnach scheint alles dafür zu sprechen, daß wir es hier mit einem böhmischen Funde zu tun haben. Fraglich erscheint es mir aber, ob er tatsächlich in Podbaba gemacht wurde. Wir müssen also diesen Punkt etwas eingehender betrachten. Wie gesagt, ist dieses Fragment entschieden tertiären Ursprungs und seine weiße Farbe, Kalzitkristalle und die amorphe Kalkmasse, welche den *Canalis mandibularis* ausfüllen, beweisen, daß das Fragment in tertiären Süßwasserkalkablagerungen aufbewahrt und fos-

silisiert wurde, wie auch H. Bergrat Katzer anzunehmen geneigt ist.

Das Tertiär tritt in Böhmen nach Katzer nur als Oligozän und Miozän auf und ist überall terrestrischen Ursprungs mit Ausnahme des Tertiärs an der Grenze von Böhmen und Mähren, welches marin ist. Das Oligozän kommt als Mittel- und Oberligozän nur im nördlichen Ablagerungsgebiete, das Miozän dagegen in Süd- und Nordwest-Böhmen vor und dort „umfaßt dasselbe jene an mächtigen Braunkohlenflözen so reichen Bildungen". Daß in der nächsten Umgebung von Prag, speziell in Podbaba eine tertiäre Süßwasserablagerung irgendwo vorkommen soll, darüber ist nichts bekannt. Sowohl nach dem Werke Katzer's wie auch nach seiner schriftlichen Mitteilung finden wir dort nur altpaläozoische Schichten, auf denen direkt das Diluvium liegt. Da nun der Erhaltungs- und Fossilisationszustand des betreffenden Fragmentes keinen Zweifel hinsichtlich seines tertiären Alters aufkommen läßt, so ist der Schluß berechtigt, daß er nicht in Podbaba gefunden worden sein kann. Eher möglich erscheint es mir aber, daß dieses Fragment aus den untermiozänen Süßwasserablagerungen, welche in Nordwestböhmen vorkommen, herstammt, und daß es von dort von Arbeitern nach Podbaba und somit in die Hände des H. kais. Rates Dr. Rožanek gelangte. Ich erinnere, daß H. Bergrat Katzer auch zu dieser Ansicht hinneigt und speziell die Süßwasserkalkablagerungen von Tuchořitz als die Stelle erwähnt, wo dieses Fragment gefunden worden sein kann.

Die Tuchořitzer Ablagerungen haben tatsächlich auch zahlreiche Tierreste geliefert, unter welchen auch Säugetierknochen vorkommen. Katzer (S. 1381) zählt folgende Arten auf: „*Amphicyon intermedius* Meyer, *Choerotherium sansanianse* Rart., *Palaeomeryx Scheuchzeri* Meyer, *Palaeomeryx medius* M., *Hyotherium Meissneri* M., ein *Rhinoceros* oder *Aceratherium?* und *Cervus dicroceras* Gerv.". Außerdem kennt man auch andere Lokalitäten in Böhmen, aus welchen tertiäre Säugetiere gewonnen wurden, und zwar aus denselben Saaz-Dux-Leitmeritzer Braunkohlenablagerungen von Waltsch ein *Rhinoceros?* und ein Nagetier, aus der Braunkohle von Lukowitz am Gelschberg das *Anthracotherium sp.*, von Warnsdorf das *Aceratherium tetradactylum* und von Flaha und Winteritz bei Kaaden das *Hyotherium Sömmeringi* M. Von den zwei anderen Braunkohlenablagerungen von Nordwestböhmen, nämlich aus den Falken-

auer und Egerer Ablagerungen, haben nur die letzteren Säugetierreste geliefert: man hat bei Oberndorf und in den Cyprisschiefern bei Türmitz Zähne von *Mastodon angustidens* und bei Franzensbad „wohlerhaltene Skelettreste von *Dinotherium giganteum?* Cuv.“ gefunden. Aus den Falkenauer Ablagerungen kennen wir nur Insekten, Schnecken und Fische, nicht aber Säugetiere.

Was nun das Alter dieser Ablagerungen betrifft, so hält Katzer die Egerer und Falkenauerschichten für Mittelmiozän, dagegen die Tuchořitzer Süßwasserkalke für Untermiozän, und sagt S. 1368: „Er (der Tuchoř. Süßw.Kalk) ist sehr reich an Versteinerungen, zumal Süßwasser- und Landschnecken, welche allem Anscheine nach zum größeren Teile für Böhmen eigentümlich sind, aber immerhin eine mindestens teilweise Parallelisierung dieser Kalke mit der Mainzer Stufe (Untermiozän) begründen lassen“.

Die südböhmischen miozänen Ablagerungen sind an Petrefakten sehr arm, interessant ist dagegen, daß man im J. 1852 in den marinen Miozänschichten an der mährischen Grenze bei Absdorf Skelette zweier Individuen von *Dinotherium giganteum* Cuv. gefunden hat, von welchen sich nur das vollständige Gebiß eines jugendlichen Individuums und einige Extremitätenknochen im Landesmuseum in Prag befinden.

Wenn wir jetzt auf Grund des Gesagten fragen wollten, aus welchen Ablagerungen der betreffende *Titanotherium*-Rest herstammen könnte, so müssen wir annehmen, daß von den genannten nur die „Süßwasserkalke von Tuchořitz oder diesen entsprechende Bildungen“ (Katzer, s. oben) in Betracht kommen. Zwei Gründe sprechen dafür: sie sind untermiozän und liegen Prag näher, als die mittelmiozänen südlichen Ablagerungen. Die Arbeiter, welche in dieser Gegend Böhmens nach Arbeit suchen, können diesen Unterkieferrest in die nächste Umgebung von Prag mitgenommen und zusammen mit anderen im Löß bei Podbaba ausgegrabenen Knochen bei Gelegenheit verkauft haben.

Die Stelle, wo dieses Fragment gefunden wurde, ist also jedenfalls unsicher, da weitere Erkundigungen zur Zeit nicht mehr möglich sind; daß aber Böhmen einst Heimat dieser Tiere war, sei es vorübergehend, was mit Rücksicht auf die überhaupt sehr spärlichen Reste des Titanotheriidenstammes in Europa viel leichter möglich ist, sei es ständig, was weniger wahrscheinlich ist, das dürfte wohl eine ganz gerechtfertigte Annahme sein. Indirekterweise be-

weisen die Möglichkeit der europäischen Herkunft dieses Fragmentes schon die von Toula beschriebenen Zähne von *Menodus rumelicus,* denn es wäre schwer anzunehmen, daß die rumelischen Reste einem selbständig in Europa entstandenen Formenkreis zugehören sollten. Sie stammen jedenfalls von amerikanischen Formen ab, welche über Nordamerika nach Europa ausgewandert sind. Sie müssen also als eine auf europäischen Boden verirrte Abzweigung des in Amerika heimischen Titanotheriidenstammes angesehen werden, welche in Europa nicht zu reichlicher Entwicklung gelangte und hier beinahe zu derselben Zeit wie ihre Verwandten in Amerika ausgestorben ist. Dann müßte man auch folgerichtig annehmen, daß die Titanotherien bei ihrer Wanderung nach Südost-Europa irgend welche Spuren ihrer Existenz hinterlassen haben und daß der böhmische wie auch der rumelische Fund eben als solche Marksteine ihres Weges angesehen werden könnten.

Allen Herren, die mich bei dieser Arbeit unterstützten, bin ich besonderen Dank schuldig, und zwar dem H. J. Jira, welcher mir das Material zur Bearbeitung überlassen hat, dem H. kais. Rat Dr. Rožanek in Prag, Prof. Kittl in Wien, Prof. Szajnocha und Morozewicz in Krakau, vor allem aber dem H. Bergrat Katzer in Sarajevo und meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Hoyer in Krakau, der sich lebhaft für die Arbeit interessierte und mich dabei in jeder Hinsicht zu fördern suchte.

Aus dem Vergl. anat. Instit. der Jagellonischen Universität in Krakau.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1) Böckh: *Brachydiastematherium transsilvanicum* Bkh. et Maty. Mitteil. aus dem Jahrb. der kön. Ung. geol. Anstalt, Bd. IV, 1876.

2) Gaudry: Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Paris 1862—1867.

3) — Résultats des fouilles entreprises en Grèce sous les auspices de l'Académie. Compt. Rend. d. Séanc. de l'Acad. d. Sc. T. 51, 1860.

4) Katzer: Geologie von Böhmen. Prag, 1892.

5) Toula: Zwei neue Säugetierfundorte auf der Balkanhalbinsel. Sitzungsber. d. k. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Bd. 101, Abt. 1, 1892.

1.



3.

E. Kiernik.

3.



4.

6) Schlosser: Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere und Versuch einer Systematik der Paar- und Unpaarhufer. Morph. Jahrb., Bd XII, 1886.
7) — Über neue Funde von *Leptodon graecus* Gaudry und die systematische Stellung dieses Säugetieres. Zool. Anz., Bd. 22, 1899.
8) — Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum (Ägypten). Beitr. z. Paläont. u. Geol. Österr.-Ung. u. d. Orients. Bd. XXIV, 1911.
9) Vacek: Referat über die Arbeit Böck's in den Verhandlungen d. k. k. Geol. Reichsanstalt, Jahrg. 1877, S. 54.
10) Weber: Die Säugetiere. Jena, Fischer, 1904.
11) Zittel: Handbuch der Paläontologie, I. Abt., Bd. IV, 1891—93.
12) — Grundzüge der Paläontologie, II. Abt., Vertebrata, Mammalia (bearbeitet von Schlosser), München-Berlin, 1911.

Erklärung der Abbildungen.

1) M_3 des Unterkiefers von der Außenseite.
2) Derselbe Zahn von innen.
3) Derselbe Zahn von der Kaufläche.
4) Der Unterkiefer von vorne; man sieht die hinteren Wurzeln des vorletzten Mahlzahnes.

Table des matières par noms d'auteurs

contenues dans le Bulletin International de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles. — Série *B*: Sciences Naturelles).

Année 1912.

Le nombre inscrit à la suite de chaque Mémoire indique la page.



BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.
SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.
DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

TABLE DES MATIÈRES.

Décembre 1912.

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (*A*) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (*B*) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série *A* . . . 8 K; Série *B* . . . 10 K.

Les livraisons du »*Bulletin International*« se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie »Spółka Wydawnicza Polska« Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

Prix 2 K 30 h.

